PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

38. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 93 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 23. FEBRUAR 1951)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1951

Planta (Berl.)

Preis DMark 29.80

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 322070

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440.

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer, Ltd., 41—45 Neal Street, London W. C 2

---

38. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 6. (Schluß-)Heft.

Seite

Metzner, Helmut, Elektrochemische Messungen an ungereizten Pflanzenzellen. Mit 29 Textabbildungen 605

Tegethoff, B., Zur Frage der Wuchsstoffinaktivierung im Maisscutellum. Mit 16 Textabbildungen 648

Baumeister, Gabriele, Wuchs- und Hemmstoffe in der Knolle und im Kraut gesunder und abbaukranker Kartoffelpflanzen. Mit 48 Textabbildungen 683

Autorenverzeichnis 742

Planta, Bd. 38, S. 605—647 (1951).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen.

ELEKTROCHEMISCHE MESSUNGEN AN UNGEREIZTEN PFLANZENZELLEN.

Von

HELMUT METZNER.

Mit 29 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. August 1950.)

Die nachstehende Arbeit stellt einen Versuch dar, eine Komponente der an ungereizten pflanzlichen Geweben auftretenden elektrischen Spannungen auf einfache physikalische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Unter weitestgehender Vermeidung jeglicher mechanischer Reizung wurden die betreffenden Pflanzenteile zwischen zwei verschieden konzentrierte Tropfen des gleichen Elektrolyten gebracht. Die dabei zwischen den beiden Ableitungsflüssigkeiten sich einstellende Spannung wurde für verschiedene Konzentrationsdifferenzen der beiden Tropfen gemessen.

Eine direkte Berührung zweier Elektrolytlösungen führt im allgemeinen bereits zu einem Spannungsabfall in der Diffusionsfront, der Diffusionsspannung[1]. Um durch derartige Effekte nicht gestört zu werden, wurde für die meisten Versuche Kaliumchlorid als Elektrolyt mit annähernd gleich schnell diffundierenden Kat- und Anionen gewählt. Die gemessenen Spannungen ließen sich dadurch in ihrer vollen Höhe als Folge der Einschaltung des betreffenden Pflanzenteils ansehen.

Jeden mehrzelligen Gewebekomplex kann man als Aneinanderreihung zahlreicher Grenzschichten auffassen, wobei unmittelbar an den beiden Ableitungsflüssigkeiten zumeist drei Einzelmembranen, und zwar Kutinschicht, Zellulosemembran und Plasmagrenzschicht, hintereinandergeschaltet sind. Es mußte nun zunächst versucht werden, die Einflüsse dieser einzelnen Komponenten kennenzulernen, um dann möglichst den Spannungsabfall genau lokalisieren zu können.

Nachdem in Vorversuchen gezeigt werden konnte, daß die Protoplasmagrenzschicht für die beobachtete Ladungstrennung verantwortlich zu machen ist, wurden die Pflanzen in verschiedene Konzentrationsgefälle zahlreicher Elektrolyte eingeschaltet. Die Ergebnisse dieser Hauptversuchsreihen ließen deutlich die Ampholytnatur der Plasmaoberfläche, d. h. die Abhängigkeit ihres Ladungssinnes von der Wasserstoffionenkonzentration des umgebenden Mediums, erkennen (vgl. auch AMBERSON und KLEIN 1928). Die Trennung zweier Elektrolytlösungen durch eine infolge ihrer Eigenladung bevorzugt kat- oder anionen-

[1] Der im folgenden verwendete Begriff Diffusions-*Spannung* (entsprechend Membran-, DONNAN-*Spannung* u. dgl.) ist identisch mit der in der elektrophysiologischen Literatur vielfach gebräuchlichen Bezeichnung Diffusions-*Potential*.

permeable Membran verändert das Verhältnis der Ionenwanderungsgeschwindigkeiten u^+/u^- gegenüber den bei freier Diffusion gemessenen Werten, die gleich sind den Quotienten der Ionenbeweglichkeiten v^+/v^-. Errechnet man das neue Verhältnis u_m^+/u_m^-, wobei $u_m^\pm$ die Wanderungsgeschwindigkeiten der Einzelionen durch die Membran hindurch sind, unter der vereinfachenden Annahme, daß es sich bei den gemessenen Spannungen um reine Diffusionsspannungen handelt, so zeigt das Verhältnis $u_m^+/u_m^- : v^+/v^-$ eine Konzentrationsabhängigkeit, wie sie für die als Kationenaustauscher bekannten Permutite (komplexe Natrium-Aluminiumsilikate) festgestellt wurde. Dieses Ergebnis liefert eine Stütze für die Auffassung, daß es sich bei dem Primärprozeß der Elektrolytaufnahme lebender Zellen um eine Austauschadsorption handelt.

Eine Abtötung der Pflanzen unmittelbar vor der Messung führte nur dann zu einem Zusammenbrechen der an lebenden Geweben erhaltenen Spannungen, wenn dabei auch die lipoide Komponente der Protoplasmagrenzschicht ausgefällt wurde. Ein deutliches Absinken der Meßwerte aber ließ sich schon nach mehrstündigem Aufenthalt der Objekte unter destilliertem Wasser feststellen. Bei dieser Behandlung trat aus den Zellen ein anscheinend phosphatidartiger Körper aus, der, als Membran zwischen zwei Elektrolytlösungen gebracht, einen der lebenden Zelloberfläche vergleichbaren Einfluß auf das Verhältnis der Wanderungsgeschwindigkeiten von Kat- und Anionen der Meßlösungen ausübte.

Es zeigte sich, daß auch bei Verwendung zweier gleichkonzentrierter Ableitungsflüssigkeiten aus dem gleichen Salz in der Regel eine Spannung zwischen verschiedenen Teilen lebender Pflanzen auftritt. Diese bereits seit langem als „*Elektropolarität*" bekannte Erscheinung wurde von zahlreichen Forschern eingehend untersucht. Die immer wieder beobachteten Schwankungen der gemessenen Größen — es wurden vielfach Änderungen der Stromstärke[1] festgestellt — standen oft in deutlichem Zusammenhang mit verschiedenen physiologischen Prozessen, besonders mit dem Gasaustausch (HAAKE 1892, A. D. WALLER 1900, J. C. WALLER 1925, DRAWERT 1937 u. a.). Diese Beobachtungen führten dazu, Oxydations- und Reduktionsprozesse für das Auftreten der gemessenen Spannungen verantwortlich zu machen (LUND 1928, J. C. WALLER 1929, MARSH 1935). Andere Forscher wiederum sahen die ladungstrennenden Kräfte in Wasserbewegungen (KUNKEL 1878, GELFAN 1928, MARINESCO 1931) oder in der Schwerkraft (BRAUNER und AMLONG 1934).

Sicherlich werden physiologische Vorgänge einen gewissen Einfluß auf die Höhe der elektrischen Asymmetrie lebender Zellen und Gewebe haben; das zeigen schon die oft endogenen tagesperiodischen Schwankungen der Spannungswerte (YAMAGUTI 1932, DE GROOT und THOMAS 1938). Trotzdem aber ist es irreführend, alle an lebenden Zellen und Geweben auftretenden elektrischen Erscheinungen aus rein historischen Gründen weiterhin als „bioelektrisch" zu bezeichnen. Es sollte das Ziel exakter Untersuchungen sein, bei den jeweils gemessenen Effekten die

[1] Von diesen Stromstärkeschwankungen darf nicht unbedingt auf Änderungen der Spannung geschlossen werden, da möglicherweise Schwankungen des OHMschen Widerstandes auftreten.

Trennung der rein physikalischen Gesetzmäßigkeiten von einer möglicherweise vorhandenen bioelektrischen Komponente anzustreben.

Versuche, die elektrische Spannung zwischen zwei Gewebepunkten in Abhängigkeit von der Konzentration der beiden Ableitungsflüssigkeiten zu messen, wurden bereits von HÖBER (1905) durchgeführt. Für die Erscheinung, daß bei asymmetrischer Ableitung, d.h. bei Verwendung verschieden konzentrierter Lösungen des gleichen Elektrolyten an den beiden Ableitungselektroden, in der Regel eine Spannung auftritt, hat sich der Begriff „*Konzentrationseffekt*" eingebürgert. Dieser ist nach den Feststellungen LOEBs und BEUTNERs (1912) stets so gerichtet, daß die Seite mit der verdünnteren Lösung positiv gegenüber dem Meßpunkt mit der konzentrierteren Ableitungsflüssigkeit erscheint, wobei die Größe der gemessenen Effekte von der Art der gelösten Ionen abhängt. Bei hohen Konzentrationen soll der Effekt in seiner Stärke abnehmen; weiterhin soll er nur bei permeierenden Substanzen zu beobachten sein. JOST (1927 b) und später KÜMMEL (1929) vermochten den Konzentrationseffekt auch an Einzelzellen von *Characeen* sowie verschiedener *Siphonalen* zu bestätigen.

Die im folgenden beschriebenen Versuchsreihen unterscheiden sich von den bisher vorliegenden Untersuchungen einerseits darin, daß durch die Wahl eines geeigneten Elektrolyten die Überlagerung der reinen Membraneffekte durch Diffusionsspannungen ausgeschlossen und durch Differenzbildung eine Abtrennung der „Elektropolarität" versucht wurde. Zum anderen ermöglichte die große Zahl der gemessenen Objekte — es wurden rund 10000 Einzelmessungen durchgeführt — zusammen mit der Verwendung gleichmäßig herangezogenen Pflanzenmaterials die statistische Sicherung aller wesentlichen Ergebnisse der Arbeit.

I. Methodik.

1. Versuchsanordnung. Die Meßobjekte, in den Hauptversuchen 2 Tage alte Keimpflänzchen von *Lepidium sativum*, wurden zunächst mit Filtrierpapierstreifchen von etwa anhaftenden Wassertröpfchen befreit und dann auf eine 2 cm dicke Paraffinplatte (*P*, Abb. 1) gelegt, die ihrerseits auf eine Spiegelglasscheibe aufgeschmolzen war. Die Wurzel des Keimlings (*K*) wurde auf einer Länge von 9—10 mm in einen Steg aus dem unter der Bezeichnung Unguentum molle im Handel befindlichen Vaseline-Lanolingemisch (*S*) eingebettet. Dadurch wurde ein durch einen oberflächlichen Flüssigkeitsfilm bedingter Kurzschluß zwischen den beiden Meßflüssigkeiten weitestgehend unterbunden. Die geringer konsistente reine Vaseline erwies sich in Vorversuchen für diesen Zweck als weniger geeignet. Es muß jedoch betont werden, daß ein gewisser Kurzschluß durch die Imbibitionsflüssigkeit der Zellmembran nicht ganz ausgeschlossen ist.

Die Wurzelspitze ragte etwa 3 mm weit aus diesem Steg hervor und lag dabei über einer in das Paraffin eingeschmolzenen kurzen Querrinne (*Q*). Während der Tropfen der Bezugslösung (*B*) die Wurzel 2—3 mm oberhalb des Isoliersteges (*S*) berührte, wurde der Meßtropfen (*M*) aus einer geeichten Mundpipette in die Rinne geträufelt, so daß die Wurzelspitze allseitig benetzt wurde. Um das Auslaufen des

Bezugstropfens zu verhindern, wurde die Wurzel bereits vor dem Auflegen auf die Paraffinplatte in Höhe der Hypocotylgrenze mit einem schmalen Gürtel aus Unguentum molle (S') versehen. Meß- und Bezugstropfen, die auf der Paraffinunterlage ihre Kugelform beibehielten, waren rund 50 mm³ groß.

Einen Unsicherheitsfaktor stellt bei dieser Versuchsanordnung zweifellos die Atmung des Keimlings dar. Durch die CO_2-Abscheidung entsteht innerhalb der Ableitungsflüssigkeiten ein Konzentrationsgefälle für Wasserstoffionen, das dann zur Ursache einer Diffusionsspannung wird. Atmet die Pflanze an den beiden Meßpunkten mit verschiedener Intensität, so wird dadurch das ganze System mit einer unbekannten Asymmetrie belastet. Dies läßt sich aber auch dadurch nicht ausschalten, daß man, wie beispielsweise LUNDEG RDH (1938) mit strömenden Meßlösungen arbeitet, da auch dadurch die Flüssigkeit in der hydrodynamischen Grenzschicht, vor allem aber in der Zellmembran, nicht genügend rasch erneuert wird. Es bleibt also nur die Möglichkeit, diese Asymmetrie bei der Auswertung der Messungen rechnerisch auszuschalten, wie dies in der vorliegenden Arbeit ganz allgemein durchgeführt wurde.

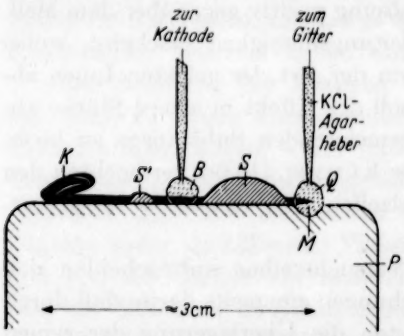

Abb. 1. Schema der Versuchsanordnung. P Paraffinplatte mit eingeschmolzener Querrinne Q; K Keimling; B Bezugstropfen; M Meßtropfen; S und S' Isolierstege.

Die Abb. 2a zeigt noch einmal schematisch die Keimwurzel mit den beiden Ableitungsflüssigkeiten. Die gemessene Spannung liegt zwischen den Punkten A und B. Da die Verhältnisse am Vergleichstropfen (A/A') während des ganzen Versuchs unverändert bleiben, stimmen die Änderungen der Meßwerte A/B mit denen der Spannung zwischen den Punkten A' und B überein. Vernachlässigen wir die durch den Ionenumtausch im Plasmainnern des Gewebes bei B' eintretenden Veränderungen, so können wir die ganze *Wurzel gleichsam als zum Elektrodensystem gehörig* betrachten. Dieses System besitzt erfahrungsgemäß eine Asymmetrie, die sich durch Messung mit gleichkonzentrierten Meß- und Vergleichstropfen erfassen und dann durch Differenzbildung rechnerisch eliminieren läßt. Durch die Beschränkung der Spannungsschwankungen auf nur eine Grenzfläche sind wir *in der Lage, beiderseits der den Spannungsabfall bedingenden Membran B/B' der nicht kutinisierten Wurzelspitze* (Abb. 2b) *zu messen.*

Demgegenüber arbeitet LUNDEGÄRDH mit abgeschnittenen Wurzeln (Abb. 2c). Durch Wahl 10^{-2} bis 10^{-1} molarer KCl-Lösungen als Vergleichstropfen glaubt er, eine Ladungstrennung an der Grenzfläche A/A' vermeiden zu können. Da aber keinerlei Korrekturen für die durch die Schaffung zweier ungleicher Grenzflächen sicherlich noch erhöhte Asymmetrie des Gewebes angebracht werden, erscheint es recht bedenklich, wenn die gemessenen Spannungen A/B in ihrer vollen Höhe an der Grenzfläche B/B' lokalisiert werden.

2. Elektroden. Die zwischen den beiden Elektrolytlösungen liegende Spannung wurde mit einem Paar unpolarisierbarer Elektroden abge-

leitet. Dabei lag die Meßelektrode am Gitter, die Bezugselektrode an der Kathode der Verstärkerröhre.

Es war die Wahl zu treffen zwischen einer direkten Ableitung mit Elektroden II. Art (Metalloberfläche *Me* mit schwerlöslichem Salzüberzug *MeX*/Metallsalzlösung *Me'X*) und der Zwischenschaltung einer mit konzentrierter KCl-Lösung gefüllten Elektrolytbrücke[1]. Die Hauptversuche wurden sämtlich mit KCl-Hebern ausgeführt, da die Anwendbarkeit von Elektroden II. Art im direkten Kontakt mit der Meßlösung auf Elektrolyte mit jeweils nur einem bestimmten Anion beschränkt ist.

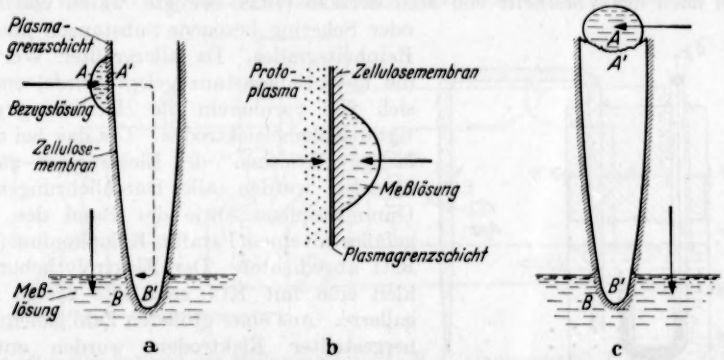

Abb. 2a—c. Schematische Darstellung der Meßpunkte bei der in der vorliegenden Arbeit und der von LUNDEGÅRDH benutzten Versuchsanordnung. a Anordnung der Ableitungsflüssigkeiten in der vorliegenden Arbeit; b Grenzschichtstruktur an der Wurzelspitze; c Anordnung der Ableitungsflüssigkeiten nach LUNDEGÅRDH. (Erklärungen s. Text.)

Zahlreiche Vorversuche wurden mit einer unpolarisierbaren Elektrode I. Art (Metalloberfläche *Me*/Metallsalzlösung *MeX*), und zwar der von ETTISCH (1928) vorgeschlagenen Cu/CuSO -Elektrode durchgeführt. Bei kurzfristigen Messungen war deren Potentialkonstanz[2] durchaus befriedigend, doch zeigten sich bei mehrtägiger Verwendung oft Asymmetrien in Höhe von mehreren Millivolt. Die Ursache dieser Veränderungen dürfte in der Verunreinigung des CuSO durch das aus dem KCl-Heber austretende Salz liegen. Außerdem können auch an der Grenze zwischen Heber und konzentrierter Kupfersulfatlösung Diffusionsspannungen entstehen[3].

[1] Die Einschaltung von Baumwollfäden oder Agarstreifen zwischen Meßflüssigkeit und Elektrode kommt einer Vergrößerung des Meßtropfens gleich. Der Ausgleich von Ionenungleichgewichten wird dadurch erheblich verzögert.

[2] Als Potential einer bestimmten Elektrode bezeichnet man nach NERNST bekanntlich ihre Spannung gegenüber der Normal-Wasserstoffelektrode (H_2 von 1 at an platiniertem Platin in 1 molarer $H\,O^+$-Lösung).

[3] Zu einer Unterdrückung von Diffusionsspannungen durch Einschaltung von KCl-Brücken kommt es nur bei Vorliegen relativ verdünnter Elektrolytlösungen und auch dann nur bei Verwendung gesättigter (bei Zimmertemperatur etwa 4,2 molarer) KCl-Lösung. Die vielfach verwendeten 0,1 Mol/Liter KCl enthaltenden Salzheber garantieren keine Ausschaltung von Diffusionsspannungen.

Die Hauptversuche wurden mit Kalomelelektroden durchgeführt, deren Aufbau aus Abb. 3 hervorgeht. Das Quecksilber liegt dabei als kurzer Faden in einem U-förmig abgebogenen Glasrohr. Gegenüber der KCl-Lösung des eigentlichen Elektrodengefäßes ist dieses durch einen Kalomelpfropfen abgeschlossen. Den Kontakt mit dem Elektrodenmetall stellt ein Kupferstab her, dessen in das Quecksilber eintauchender unterer Abschnitt zunächst platiniert, anschließend amalgamiert wurde. Diese Zwischenschaltung einer Platinschicht zwischen Ableitungsstift und Elektrodenmetall wird erforderlich durch die relativ leichte Löslichkeit des Kupfers im Quecksilber.

Sämtliche zur Füllung der Elektroden verwendeten Chemikalien, deren Präparation nach der Vorschrift von MISLOWITZER (1928) erfolgte, waren von Merck oder Schering bezogene Substanzen höchsten Reinheitsgrades. Da allergrößter Wert auf die Potentialkonstanz gelegt wurde, empfahl sich von vornherein die Herstellung gesättigter Kalomelelektroden. Um das bei diesen lästige „Kriechen" des Elektrolyten zu verhindern, wurden alle Durchbohrungen des Gummistopfens sowie der Rand des Glasgefäßes mit einem Paraffin-Kolophonium (1 : 1)-Kitt abgedichtet. Der Elektrolytheber enthielt eine mit KCl gesättigte 2%ige Agargallerte. Aus einer größeren Zahl gleichmäßig hergestellter Elektroden wurden entsprechend übereinstimmende Paare zusammengestellt. Die Spannung zwischen den beiden in sämtlichen Hauptversuchen verwendeten Elektroden blieb über mehr als 1 Jahr kleiner als 0,1 mV.

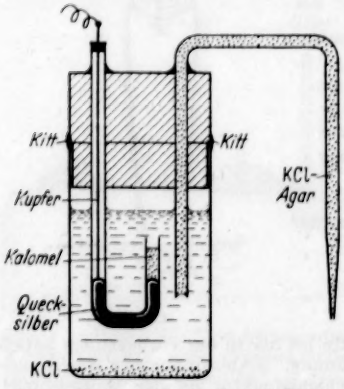

Abb. 3. Kalomelelektrode mit Elektrolytbrücke. (Erklärungen s. Text.)

Um eine Verunreinigung der Ableitungsflüssigkeiten (*M* und *B* in der Abb. 1) durch aus den Elektrolythebern ausdiffundierendes KCl weitestgehend auszuschließen, wurden deren äußere Schenkel zu feinen Kapillaren ausgezogen. Daraufhin wurden einzelne Probemessungen gleichzeitig mit Kalomelelektroden und AgCl-Drahtspitzchen ausgeführt. Unter Berücksichtigung der aus dem bekannten Konzentrationsverhältnis der beiden Ableitungsflüssigkeiten zu berechnenden Konzentrationsspannung für die AgCl-Elektrode stimmten die gemessenen Konzentrationseffekte sehr gut überein. Durch diesen Parallelversuch wurde somit einwandfrei bewiesen, daß eine meßbare Konzentrationsänderung der beiden Ableitungstropfen durch die KCl-Brücken der Kalomelelektroden nicht erfolgt.

3. Meßgerät. Zur Vermeidung von Polarisationen im Gewebe kam nur eine statische Messung in Betracht.

Normale Kompensationsschaltungen arbeiten bis zur vollständigen Kompensation nicht stromlos, so daß bei ihnen eine Polarisation nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Die ersten Vorversuche wurden daher mit einem Binantenelektrometer nach DOLEZALEK ausgeführt. Da aber eine Steigerung der Spannungsempfindlichkeit über $2 \cdot 10^{-3}$ V/Skalenteil nur durch Verwendung sehr dünner Aufhängedrähte — konstante Hilfsspannungen von mehr als 200 V standen nicht zur Verfügung — erreicht werden konnte, was wiederum eine untragbar lange Schwingungsdauer der Nadel zur Folge hatte, wurde das Elektrometer gegen ein Röhrenvoltmeter ausgetauscht. Als sehr gut brauchbar erwies sich eines der zur p_H-Wert-Messung eingeführten Geräte, dessen sämtliche Betriebsspannungen

einer einzigen Akkumulatorenbatterie (16 V) entnommen werden können (Ultra-Ionograph nach WULFF-KORDATZKI).

Die Wirkungsweise des Gerätes, an dem einige aus der speziellen Aufgabenstellung heraus sich ergebende Zusätze angebracht wurden, geht aus dem Prinzipschaltbild der Meßapparatur (Abb. 4) hervor. Bei der Schalterstellung W_1 ist die Anodenstromstärke allein durch die Spannung der Gitterbatterie U_G bestimmt. Durch Verschieben des Gleitkontaktes K des Widerstandes R_A wird nun der Ausschlag des Galvanometers A im Kompensationskreis auf Null einreguliert. Legt man jetzt den Schalter auf W_2, so wird von dem im Gerät eingebauten Cadmium-Kaliumchlorid-Normalelement nach LIPSCOMB-HULETT (704 mV bei 18° C) ein Teilbetrag von 250 mV an das Gitter gelegt. Damit ist die Kompensation aufge-

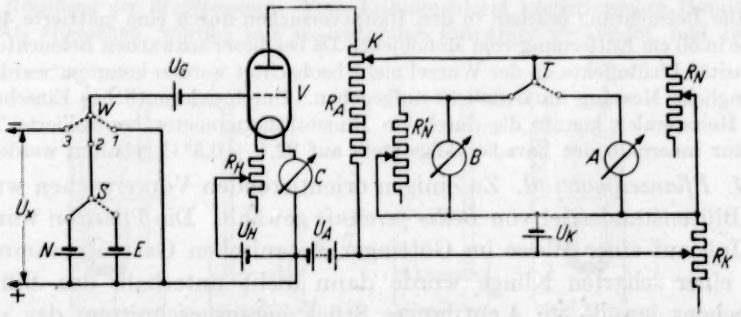

Abb. 4. Prinzipschaltbild der Meßapparatur. A, B, C Amperemeter; U_A, U_G, U_H, U_K Akkumulatorenzellen; U_x Meßspannung; R_A, R_H, R_K, R_N, R'_N Widerstände; V Elektronenröhre; S, T, W Schalter; K Gleitkontakt; N Normalelement; E Glaselektrode. (Erklärungen s. Text.)

hoben, und das Galvanometer zeigt einen Ausschlag. Durch entsprechende Einstellung des Shunts R_N wird dieser auf die Marke „250" der Galvanometerskala einreguliert. Der zusätzlich angebrachte Schalter S gestattet nun überdies, an Stelle der 250 mV des Normalelementes andere Eichspannungen an das Gitter der Elektronenröhre zu legen. Zu diesem Zweck war eine LAUTENSCHLÄGERsche Glaselektrode E (Mantel-Glaselektrodenkette N mit N-SG Spezialglaskugel) angeschlossen worden, die mit Phosphat-Zitronensäure-Puffergemischen nach MCILVAINE beschickt war. Durch diesen Kunstgriff ließen sich jederzeit beliebig zu wählende Vergleichsspannungen herstellen. Diese wurden erforderlich durch die Hinzuziehung eines zweiten Meßgerätes B (Multiflexgalvanometer der Type MG 2, Spannungsempfindlichkeit zur Aufrechterhaltung der Kompensation heruntergeregelt auf $1{,}5 \cdot 10^{-4}$ V/Skalenteil), das durch Betätigung des Schalters T an Stelle des eingebauten Zeigerinstrumentes (Spannungsempfindlichkeit $2 \cdot 10^{-3}$ V/Skalenteil) benutzt werden konnte. Die Einschaltung der vom Meßobjekt (Keimwurzel) abgeleiteten Spannungen U_x erfolgt bei der Schalterstellung W_3. Durch die vorherige Eichung ist es nunmehr möglich, die Spannungen mit einer Genauigkeit von 0,5 bzw. 0,1 mV abzulesen. Eine Nullpunktswanderung des Verstärkers durch allmähliches Nachlassen von Heiz- und Anodenspannung läßt sich durch Veränderung des parallel zur Kompensationsbatterie U_K liegenden Widerstandes R_K aufheben.

Um statische Aufladungen zu unterbinden, erwies es sich als unumgänglich, im Faradaykäfig zu arbeiten. Meßobjekt und Elektroden standen daher in einem geerdeten, nur durch eine schmale Schiebetür zugänglichen Zinkblechkasten,

während das Röhrenvoltmeter völlig in Aluminium gekapselt war. Die Gitterzuleitung, ein abgeschirmtes Kupferkabel, wurde freischwebend verlegt. Sämtliche Kontakte im Gitterkreis bestanden aus Gold, alle Isolierungen aus Bernstein. Bei den beiden zusätzlich angebrachten Schaltern *S* und *T* handelte es sich um Vakuum-Quecksilberschalter mit Platinkontakten. Gegen die Tischplatte waren alle Teile der Apparatur noch zusätzlich durch untergelegte Pertinaxscheiben isoliert.

Die Messungen wurden nun zu den verschiedensten Tages- und Nachtstunden durchgeführt, nachdem in mehreren Vorversuchen gezeigt werden konnte, daß außerhalb des Zufallsbereichs liegende tagesperiodische Schwankungen des Konzentrationseffektes statistisch nicht zu sichern waren.

Die Beleuchtung geschah in den Hauptversuchen durch eine mattierte 40-W-Birne in 50 cm Entfernung vom Meßobjekt. Da bei dieser schwachen Beleuchtungsintensität Lichteffekte an der Wurzel nicht beobachtet werden konnten, wurde die anfängliche Messung im Grünlicht aufgegeben. Durch gelegentliches Einschalten von Heizspiralen konnte die durch ein Bimetallthermometer kontrollierte Temperatur innerhalb des Faradaykäfigs stets auf $22{,}0 \pm 0{,}5^{0}$ C gehalten werden.

4. Pflanzenmaterial. Zu einigen orientierenden Vorversuchen wurde der Blütenstandsstiel von *Bellis perennis* gewählt. Die Pflanzen wurden im Juli auf einer Wiese im Göttinger Botanischen Garten gesammelt. Mit einer scharfen Klinge wurde dann dicht unterhalb des Blütenkörbchens jeweils ein 4 cm langes Stück herausgeschnitten, das nach 1stündigem Aufenthalt in einer auf 22^{0} C gehaltenen Feuchten Kammer zur Messung gelangte.

Sämtliche Hauptversuche wurden mit Keimpflanzen von *Lepidium sativum* (Samenmaterial der Ernte 1947) durchgeführt.

Die Pflänzchen wurden unter vielfach modifizierten Bedingungen zur Entwicklung gebracht. Die am besten reproduzierbaren Werte lieferte das Material, das nach der schließlich für die Hauptversuche ausgewählten Methodik herangezogen war. Die Samen wurden dabei zunächst 1 Std lang in destilliertem Wasser eingequollen. Die eigentliche Aufzucht erfolgte dann in Reagensgläsern. Zu diesem Zweck wurden die gequollenen Samen mit ihrer Schleimhülle einzeln unter mehrfach in Regenwasser ausgekochte Korkstopfen geklebt, die dann sofort in Reagensgläser (Jenaer Geräteglas 20), in die zuvor je 5 cm^3 destilliertes Wasser einpipettiert worden war, eingesetzt wurden. Jeweils 25 solcher Röhrchen standen, lichtsicher abgedunkelt, in Blechdosen, die dann für 48 Std in einen Thermostaten verbracht wurden. Dieser eigens für diesen Zweck hergestellte doppelwandige Zinkblechzylinder war allseitig von einem 4 cm dicken Wassermantel umgeben, der von mehreren Windungen einer kupfernen Heizschlange sowie von einem Kühlwasserrohr durchzogen wurde. Unter ständiger Rührung des Wassermantels durch einen Strom vorgewärmter Luft wurde die Temperatur des Bades mit Hilfe eines $1/100^{0}$-Kontaktthermometers auf $22{,}0^{0}$ C gehalten.

Unter diesen Bedingungen wuchsen die Keimlinge einigermaßen gleichmäßig heran, so daß den beiden angesetzten Dosen zu jeder Messung zehn nahezu gleich große Pflänzchen entnommen werden konnten. Es zeigte sich, daß Wurzeln, die der Glaswandung angelegen hatten, bisweilen etwas abweichende Konzentrationseffekte geben. Deshalb gelangten nur solche Keimlinge zur Messung, deren Wurzeln frei in den wasserdampfgesättigten Luftraum ragten. Sollten die Wurzeln statt in Luft in Wasser oder Nährlösungen herangezogen werden, so wurde der

Korkstopfen unterseits mit einem Mullsäckchen überzogen, in das einige größere Maschen zum Durchtritt der Wurzeln eingerissen waren.

Zur Messung wurden die Keimpflanzen vorsichtig von der Samenschale befreit und dann in den Isoliersteg eingebettet. Der Bezugstropfen wurde sofort aufpipettiert; die Zugabe der Meßlösung erfolgte erst 5 min später. Auf diese Weise wurde zu erreichen gesucht, daß sich der ja nur sehr kleine Meßtropfen vor Beginn der eigentlichen Messung mit der Pflanze in ein gewisses CO_2-Gleichgewicht gesetzt hatte. Außerdem wurde eine derartige Pause eingeschaltet, um etwaige durch die Präparation verursachte Aktionsspannungen abklingen zu lassen. In Kontrollversuchen zeigten die gemessenen Konzentrationseffekte bei einer derartigen Vorbehandlung der Pflanzen jedenfalls eine bessere Reproduzierbarkeit als bei sofort beginnender Messung.

5. Bereitung der Meßlösungen. Vom Lithiumchlorid (Scheringsches Handelspräparat) abgesehen, wurden nur analysenreine Präparate verwendet, und zwar

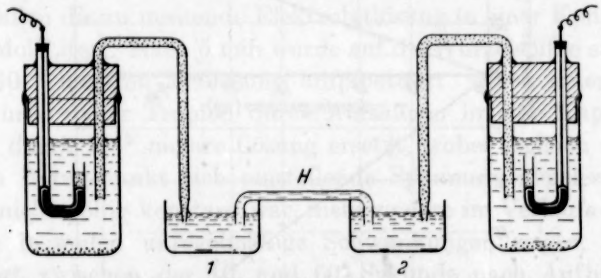

Abb. 5. Versuchsanordnung zur Messung von Diffusionsspannungen. (Aufbau der Elektroden siehe Abb. 3.)

bei KCl, KNO_3 und $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ Kahlbaum-Präparate, bei NaCl, $CaCl_2$, NH Cl, KJ, KBr und $K_2C_2O \cdot H_2O$ Mercksche Reagenzien; KSCN und K_2SO, wurden von Riedel-de Haen bezogen, ebenso die Fixanalpatronen, die zur Herstellung der HCl-Konzentrationsreihen dienten. Zum Ansetzen der Meßlösungen wurde stets nur destilliertes Wasser gewählt, das kurz vor dem Gebrauch aus einem Jenaer Glaskolben (Geräteglas 20) zum zweiten Male überdestilliert wurde. Sofort anschließend wurde das Destillat gekocht und dann unter Luftabschluß im fließenden Wasser rasch gekühlt. Während der Messungen befanden sich die Lösungen in schmalen, hohen Glaszylindern, so daß sie nur eine kleine Oberfläche zeigten. Sollte sich durch den Zutritt der Luftkohlensäure die ionale Zusammensetzung der ungepufferten Ableitungsflüssigkeiten geändert haben, so waren diese Veränderungen jedenfalls so gering, daß sich in keinem Falle ein systematischer Gang in den erhaltenen Meßwerten erkennen ließ. Sämtliche Lösungen wurden nur für eine einzige Meßreihe benutzt, nach spätestens 5 Std also durch eine frisch hergestellte Verdünnungsreihe ersetzt.

6. Prüfung der Meßapparatur. Um die *Meßgenauigkeit der Apparatur* festzulegen, wurden zunächst reine Diffusionsspannungen gemessen. Die Versuchsanordnung geht aus der Abb. 5 hervor.

Die Esmarchschälchen 1 und 2 enthielten die beiden Elektrolytlösungen, in allen untersuchten Fällen den gleichen Elektrolyten in verschiedenen Verdünnungsstufen. Der Glasheber *H* wurde mit der verdünnteren der beiden Lösungen gefüllt, um eine Verunreinigung durch ausdiffundierendes Salz möglichst gering zu halten. Tatsächlich stellte sich in mehreren Probemessungen heraus, daß die Konzentration des zur Füllung des Hebers verwendeten Elektrolyten belanglos ist. Diese

aus der NERNSTschen Formel zwanglos zu erklärende Erscheinung wurde bereits früher von CUMMING und ABEGG (1907) festgestellt.

Abb. 6 gibt den gemessenen Kurvenverlauf wieder, wobei auf der Abszisse der negative BRIGGSsche Logarithmus der Ionenkonzentration der Meßlösung, der im folgenden zur Abkürzung analog der Bezeichnungsweise für die Wasserstoffionenkonzentration als p_{Me} gekennzeichnet werden soll[1], auf der Ordinate die gemessene Diffusionsspannung in Millivolt aufgetragen wurden. Während die Kreise die Mittelwerte dreier Messungen darstellen, geben die Geraden den theoretischen Verlauf der Funktion $\Delta^e p = f(p_{Me})$ unter Berücksichtigung der Aktivitätskoeffizienten wieder, wobei wir unter einem Aktivitätskoeffizienten den Faktor

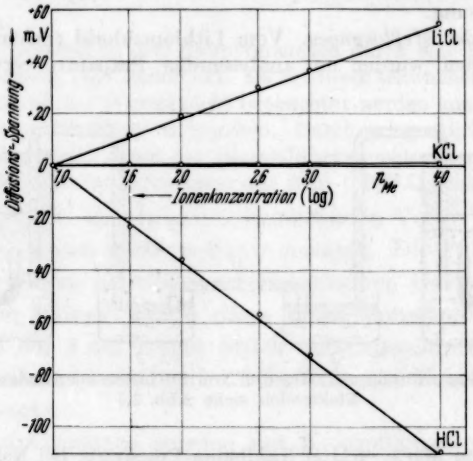

Abb. 6. Gemessene und errechnete Diffusionsspannungen verschiedener Chloride gegen eine 10^{-1} molare Bezugslösung des gleichen Elektrolyten.

verstehen, mit dem man die Ionenkonzentration (unter Annahme totaler Dissoziation) multiplizieren muß, damit das Massenwirkungsgesetz auch für beliebig konzentrierte Elektrolytlösungen erfüllt bleibt. Für die Berechnung wurde die in Anlehnung an HARNED erweiterte NERNSTsche Gleichung

$$\Delta^e p = -\frac{R \cdot T}{z_i \; F} \cdot \frac{u^+ - u^-}{u^+ + u^-} \cdot \left[\log \frac{c_1}{c_2} - A \left(\sqrt{c_1} - \sqrt{c_2} \right) + B \left(c_1 - c_2 \right) \right] \qquad (1)$$

($\Delta^e p$ = Diffusionsspannung, R = Gaskonstante = $8{,}31 \cdot 10^3$ Wsec/Kilomol · Grad, T = Absolute Temperatur, z_i = Wertigkeit der Ionen, F = „elektrochemisches Äquivalent" = $9{,}65 \cdot 10^7$ Ampsec/Kilogrammäquivalent)

in Ansatz gebracht. Die Ionenwanderungsgeschwindigkeiten bei freier Diffusion können durch die Ionenbeweglichkeiten $v^{\pm}$ (Dimension $m^2/V \cdot sec$) ersetzt werden. Die Konzentrationen wurden in dem üblichen Maß Mol/Liter eingesetzt. Dadurch nimmt die Konstante A in der Klammer die Größe 0,5 (Liter/Mol)$^{1/2}$ an. Der Kon-

[1] Die hohe physiologische Wirksamkeit, die zahlreichen Ionen auch in stärksten Verdünnungen noch zukommt, zwingt zu Rechnungen mit geringsten Molaritäten, die größenordnungsmäßig mit den physiologisch bedeutsamen Wasserstoffionenkonzentrationen übereinstimmen. Eine *dem in der Literatur allgemein eingebürgerten* p_H*-Wert analoge Konzentrationsangabe* ihrer Lösungen im logarithmischen Maß erscheint danach wohl gerechtfertigt.

stanten B kommt die Dimension Liter/Mol zu; ihre numerische Größe für die verschiedenen gemessenen Elektrolyte wurde von EUCKEN (1934) angegeben. Wie das Kurvenbild zeigt, liegt eine gute Übereinstimmung der Meßwerte mit der Theorie vor. Eine noch bessere Annäherung könnte zweifellos bei Anwendung exakter reproduzierbarer Diffusionsfronten erwartet werden.

II. Versuchsergebnisse.

A. Vorversuche.

Die erste Aufgabe bestand in der Feststellung der *Reproduzierbarkeit des Konzentrationseffektes*. Dazu war zunächst ein *passender Abgriffspunkt* festzulegen. Bei den Vorversuchen wurde der Bezugstropfen an die nicht kutinisierte Wurzeloberfläche angelegt. Als Bezugslösung diente in allen Fällen die zu messende Elektrolytlösung in einer Konzentration von 10^{-3} Mol/Liter[1]. Nach 5 min wurde auf die Wurzelspitze ein Tropfen mit der 10^{-6} molaren Meßlösung aufpipettiert. Nach einer weiteren Minute wurde dieser Tropfen durch Aufsaugen in eine Kapillare entfernt und durch 10^{-5} molare Lösung ersetzt, wobei sogleich die gegenüber dem Bezugspunkt sich einstellende Spannung abgelesen wurde. Da diese nicht völlig konstant war, insbesondere im Verlaufe der ersten Sekunden bisweilen unregelmäßige Schwankungen zeigte, wurde ihr Höchstwert zwischen der 10. und 60. Sekunde nach Aufbringen des Elektrolyten gemessen.

Auf diese Weise ergaben 10 mit KCl ausgeführte Meßreihen das Bild der Abb. 7a. *Der prinzipiell übereinstimmende Verlauf aller Kurven zeigt die deutliche Reproduzierbarkeit des Effektes.* Auffällig ist, daß *bei symmetrischer Ableitung*, d. h. bei einem p_{Me}-Wert von 3,0 der Meßlösung, *in allen Fällen eine von Null verschiedene Spannung* gemessen wird. Dieser Asymmetrieeffekt geht auf das Meßobjekt selbst zurück. Wir haben hierin jene „Elektropolarität" zu sehen, die von LUND und zahlreichen anderen Forschern zum Hauptpunkt ihrer Arbeiten gemacht wurde. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen interessiert die Ursache dieser Polarität nicht. Daher wurde dieser Effekt rein rechnerisch dadurch eliminiert, daß sämtliche Meßreihen durch Subtraktion der für die 10^{-3} molare Meßlösung erhaltenen Spannungen auf den Punkt $\Delta^e p\ (p_{Me} = 3) \equiv 0$ bezogen wurden. Dadurch geht die Kurvenschar der Abb. 7a in die der Abb. 7b über.

Einer weiteren Untersuchung bedurfte die *Wahl des Ablesezeitpunktes*. Sollte schon die Dauer der Einzelmessung möglichst kurz gehalten werden, um eine Konzentrationsänderung der Ableitungsflüssigkeiten durch den Elektrolyten der Agarheber zu vermeiden, so war zu entscheiden, ob die Wahl des Maximalwertes als zweckmäßig anzusehen sei.

[1] Im folgenden ist die Dimensionsangabe Mol/Liter gelegentlich durch die in der physiologischen Literatur allgemein übliche Abkürzung „m" ersetzt worden.

In mehreren Versuchsreihen wurden nun Maximal- und Mittelwerte der Spannung im Laufe der letzten 50 sec des Meßintervalls bestimmt. Abb. 8 zeigt zwei Kurven, die sich aus jeweils 10 Meßreihen ergaben. Daraus folgt mit aller Deutlichkeit, daß die Kurve der Maximalwerte, die experimentell wesentlich leichter zu bestimmen ist als die der Mittelwerte, dieser gegenüber als gleichwertig anzusprechen ist.

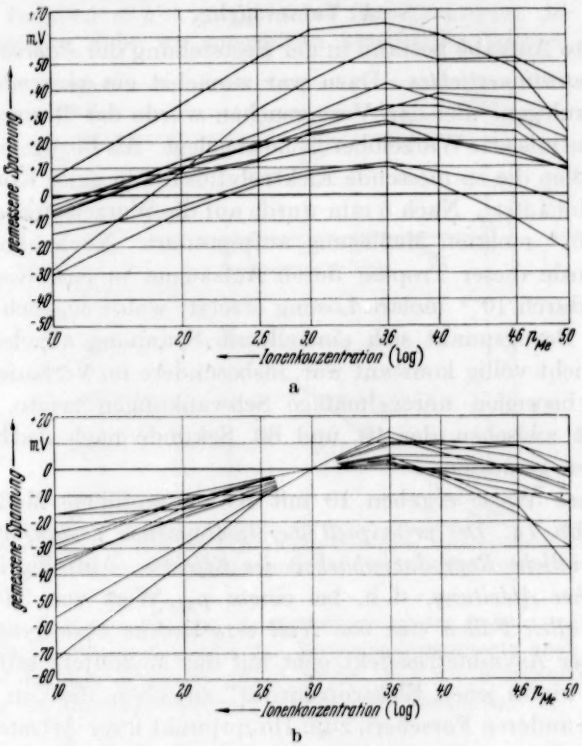

Abb. 7a u. b. Reproduzierbarkeit des KCl-Konzentrationseffektes bei *Lepidium*-Keimwurzeln. a Originalwerte; b auf den Bezugspunkt $\Delta^e p\,(p_{Me} = 3) \equiv 0$ reduzierte Werte.

Zuletzt wurde noch geprüft, wie stark sich die Spannungen ändern, wenn ein anderer Bezugspunkt gewählt wird. Es wurden jeweils 20 Meßreihen angestellt, wobei der Bezugspunkt einmal an der Wurzel, in anderen Serien dagegen am Hypocotyl lag. Abb. 9 zeigt, daß zumindest bei Anwendung konzentrierterer Lösungen eine außerhalb der Fehlergrenzen liegende Differenz nicht feststellbar ist. In weiteren Versuchen ergab sich für Natriumchlorid das gleiche Bild. Um jedoch bestmöglich vergleichbare Werte zu erhalten, wurde der *Bezugspunkt in allen Fällen konstant* gehalten, und zwar die nicht kutinisierte Wurzeloberfläche als Ableitungspunkt gewählt.

Die Ergebnisse der Vorversuche lassen eine Entscheidung zu über die Frage, welche Einzelmembran der Wurzelspitze (s. Abb. 2b) *für den Spannungsabfall verantwortlich zu machen ist.* Die an einer Zellmembran auftretende Spannung könnte sowohl von der lipoiden Kutinschicht,

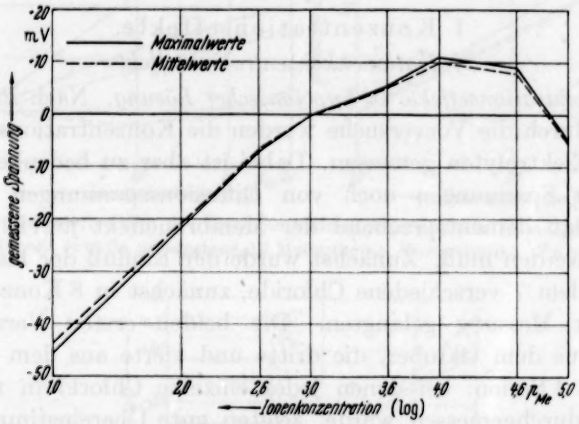

Abb. 8. KCl-Konzentrationseffekte bei Wahl verschiedener Spannungswerte. (Mittelwerte aus jeweils 10 Meßreihen.)

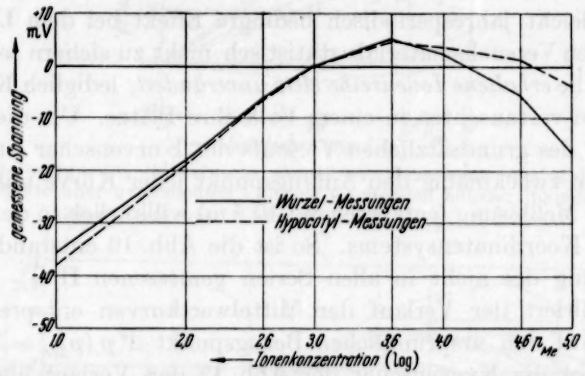

Abb. 9. Abhängigkeit des KCl-Konzentrationseffektes von der Wahl des Bezugspunktes (Mittelwerte aus jeweils 20 Meßreihen.)

als auch von der Zellulosemembran oder der Oberflächenschicht des lebenden Protoplasmas bestimmt werden. Überwiegt jedoch der Permeationswiderstand einer dieser Membranen den der anderen beträchtlich, so kann die Spannung an dieser einen Grenzschicht lokalisiert werden. Die oft noch von Wachslamellen bedeckte Kutikula ist als wesentlich impermeabler anzusehen als das relativ weite Maschenwerk der Zellulosemembran (FUJITA 1925). Aus der Tatsache nun, daß die Spannungen an Zellen mit und ohne Kutikula (Hypocotyl und Wurzeloberfläche) übereinstimmen, folgt zwangsläufig, daß die dritte

vorhandene Membran, also die Plasmagrenzschicht, bestimmend sein muß. Zu einem ähnlichen Ergebnis war auch JOST (1927) bereits bei seinen Untersuchungen über die Spannungsentstehung an der lebenden Apfelschale gekommen.

B. Hauptversuche.

1. Konzentrationseffekte.

a) Kationenkonzentrationseffekte.

α) *Konzentrationseffekte in hypotonischer Lösung.* Nach Prüfung der Methodik durch die Vorversuche wurden die Konzentrationseffekte bei mehreren Elektrolyten gemessen. Dabei ist aber zu bedenken, daß die gemessenen Spannungen noch von Diffusionsspannungen überlagert sind und daß dementsprechend der Membraneffekt jeweils besonders berechnet werden muß. Zunächst wurde der Einfluß der Kationen bestimmt, indem 7 verschiedene Chloride, zunächst in 8 Konzentrationsstufen, zur Messung gelangten. Die beiden ersten Versuchsserien stammen aus dem Oktober, die dritte und vierte aus dem November 1949. Alle 4 Serien, bei denen jedes einzelne Chlorid in mindestens 10 Reihen durchgemessen wurde, zeigten gute Übereinstimmung. Sie ließen ein leichtes Absinken der zwischen den einzelnen Kationen festzustellenden Differenzen gegen den Winter hin erkennen, wenngleich dieser vielleicht jahresperiodisch bedingte Effekt bei dem Umfang des vorliegenden Versuchsmaterials statistisch nicht zu sichern war. Jedenfalls blieb die *erhaltene Ionenreihe stets unverändert;* lediglich Kalium und Ammonium vertauschten in einem Falle ihre Plätze. Um die Reproduzierbarkeit des grundsätzlichen Verlaufs der Kurvenschar zu erkennen, verlegt man zweckmäßig den Anfangspunkt jeder Kurve mit dem p_{Me}-Wert 1 der Meßlösung (entsprechend 10^{-1} m) willkürlich in den Anfangspunkt des Koordinatensystems. So ist die Abb. 10 entstanden. Unter Einbeziehung der nicht in allen Serien gemessenen H_3O^+- und NH_4^+-Ionen resultiert der Verlauf der Mittelwertkurven entsprechend der Abb. 11. Auf den ursprünglichen Bezugspunkt $\Delta^e p\ (p_{Me} = 3) \equiv 0$ berechnet, gibt die Kurvenschar der Abb. 12 den Verlauf über den gesamten gemessenen Konzentrationsbereich wieder.

Die Abb. 10 und 11 zeigen für die einwertigen Kationen einen weitgehend linearen Kurvenverlauf. Ein abweichendes Verhalten läßt sich dagegen bei den beiden untersuchten zweiwertigen Ionen feststellen. Sofern man sich bei Abb. 12 auf die Betrachtung des gut reproduzierbaren Anfangsteils der Kurven beschränkt, ergibt sich aus den Abb. 11 und 12 ganz offensichtlich die *Möglichkeit der Zusammenfassung einzelner Kationen zu Gruppen*, so daß man die nachstehende Ionenreihe erhält:

$$H_3O^+ > NH_4^+,\ K^+ > Li^+,\ Na^+ > Mg^{2+},\ Ca^{2+}.$$

Inwieweit hier eine statistische Sicherung erreicht werden kann, soll an späterer Stelle der Arbeit untersucht werden.

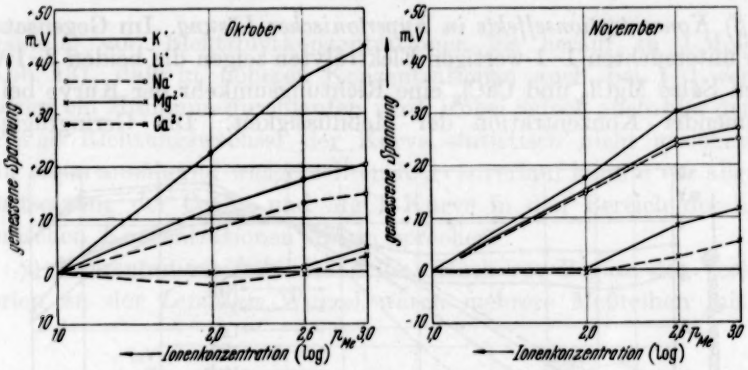

Abb. 10. Reproduzierbarkeit der Kationenkonzentrationseffekte verschiedener Chloride. (Mittelwerte aus jeweils mindestens 10 Meßreihen.) Bezugspunkt $\Delta^e p\,(p_{Me} = 1) \equiv 0$.

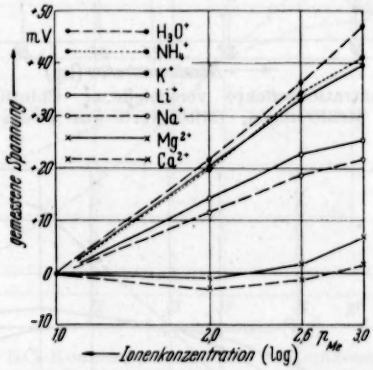

Abb. 11. Mittelwertkurven (Mittelwerte sämtlicher Meßreihen) der Kationenkonzentrationseffekte aller untersuchten Chloride im Bereich höherer (hypotonischer) Konzentrationen. Bezugspunkt $\Delta^e p\,(p_{Me} = 1) \equiv 0$.

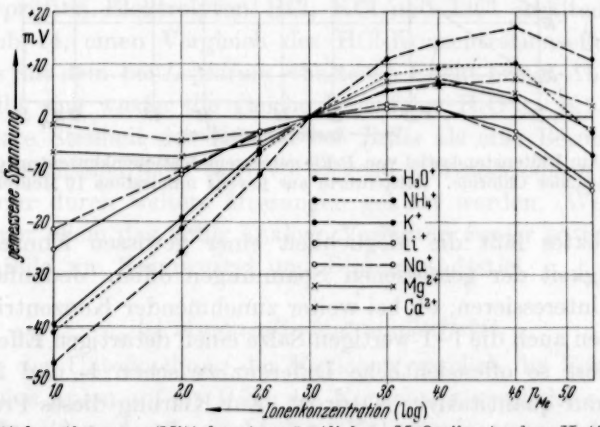

Abb. 12. Mittelwertkurven (Mittelwerte sämtlicher Meßreihen) der Kationenkonzentrationseffekte aller untersuchten Chloride über den gesamten gemessenen Bereich hypotonischer Konzentrationen hin.

β) *Konzentrationseffekte in hypertonischer Lösung.* Im Gegensatz zu den untersuchten 1–1-wertigen Elektrolyten zeigen die beiden 2–1-wertigen Salze $MgCl_2$ und $CaCl_2$ eine Richtungsumkehr der Kurve bei zunehmender Konzentration der Meßflüssigkeit. Die Geringfügigkeit

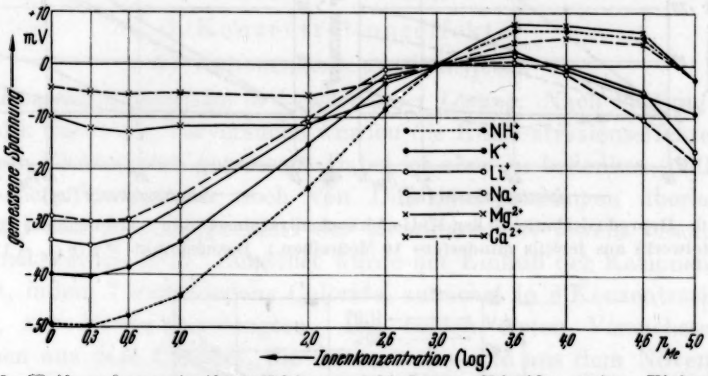

Abb. 13. Kationenkonzentrationseffekte verschiedener Chloride unter Einbeziehung hypertonischer Meßlösungen. (Mittelwerte aus jeweils 10 Meßreihen.)

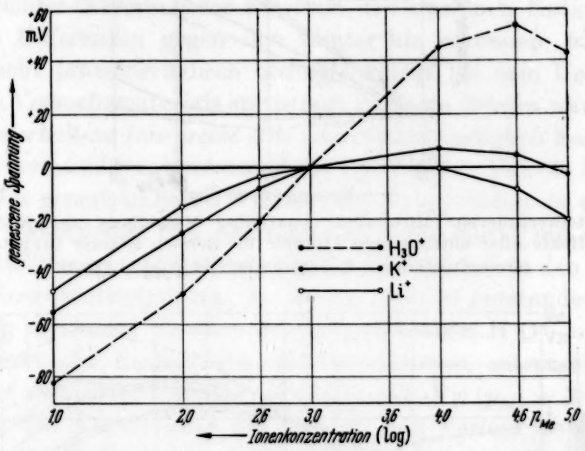

Abb. 14. Am Blütenstandsstiel von *Bellis* gemessene Kationenkonzentrationseffekte verschiedener Chloride. (Mittelwerte aus jeweils mindestens 10 Meßreihen.)

dieses Effektes läßt die Möglichkeit einer gewissen Konzentrationsunabhängigkeit der gemessenen Spannungen offen. Jedenfalls würde die Frage interessieren, ob bei weiter zunehmender Konzentrierung des Elektrolyten auch die 1–1-wertigen Salze einen derartigen Effekt zeigen, ob also diese so offensichtliche Differenz zwischen 1- und 2-wertigen Kationen nur quantitativer Natur ist. Zur Klärung dieses Problems ist die Anwendung hypertonischer Lösungen erforderlich. Tatsächlich zeigte nun eine im späten November durchgeführte Meßserie bei An-

wendung von Elektrolytkonzentrationen bis herauf zu 1 Mol/Liter (Abb. 13), daß in höheren Konzentrationen auch bei 1–1-wertigen Salzen ein Minimum durchlaufen wird, wobei jedoch auch hier der sehr geringe Richtungswechsel der Kurve statistisch nicht gesichert ist. Für einen annähernd waagerechten Kurvenverlauf könnte vor allem die Fortsetzung der $CaCl_2$- und $MgCl_2$-Kurve in den Bereich der hypertonischen Konzentrationen hinein sprechen.

γ) *Konzentrationseffekte bei Bellis.* Noch vor Beginn der Versuchsserien an der *Lepidium*-Wurzel waren mehrere Meßreihen mit dem

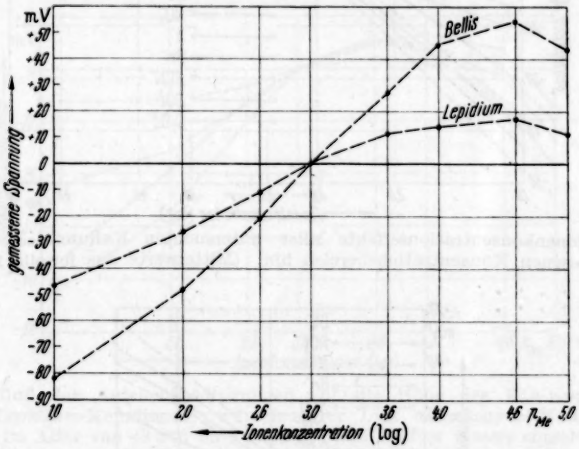

Abb. 15. Vergleich der HCl-Konzentrationseffekte für *Lepidium*-Keimwurzeln und Blütenstandsstiele von *Bellis*. (Mittelwerte aus 20 bzw. 10 Meßreihen.)

Blütenstandsstiel von *Bellis perennis* ausgeführt worden. Die mit den allein geprüften Elektrolyten HCl, KCl und LiCl erhaltenen Kurven zeigt Abb. 14, einen Vergleich des HCl-Konzentrationseffektes dieses Objektes mit dem bei *Lepidium* erhaltenen Effekt bringt Abb. 15. Auch hier ergibt sich wieder die gleiche Ionenfolge $H_3O^+ > K^+ > Li^+$. Ob die größere Steilheit der Kurven bei *Bellis* als eine Besonderheit des Objektes anzusehen oder aber vorwiegend jahresperiodisch bedingt ist, könnte nur durch weitere Messungen geklärt werden. Wesentlich erscheint vor allem das völlig analoge Verhalten zweier so verschiedener Pflanzenteile wie Keimwurzel und Blütenstandsstiel.

b) Anionenkonzentrationseffekte.

Nach der Untersuchung der Kationen verblieb die Frage, welchen Einfluß das Anion auf die Höhe des Konzentrationseffektes ausübt. Zu diesem Zweck wurden 7 verschiedene Kaliumsalze untersucht, und zwar das Chlorid, Jodid, Bromid, Nitrat, Rhodanid, Sulfat und das Oxalat. Die erhaltene Kurvenschar zeigt Abb. 16. Um die Ionenreihe besser zu

erkennen, empfiehlt sich auch in diesem Falle die Reduzierung sämtlicher Kurven auf den Punkt $\Delta^e p\,(p_{Me} = 1) \equiv 0$, wie dies in Abb. 17 ausgeführt wurde. Zwar liegen auch bei den Anionen die Kurven der 1—2-wertigen Elektrolyte außerhalb der Kurvenschar der 1—1-wertigen

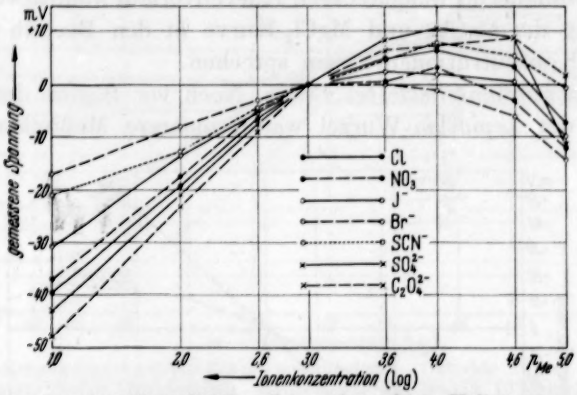

Abb. 16. Anionenkonzentrationseffekte aller untersuchten Kaliumsalze über den gesamten gemessenen Konzentrationsbereich hin. (Mittelwerte aus jeweils 10 Meßreihen.)

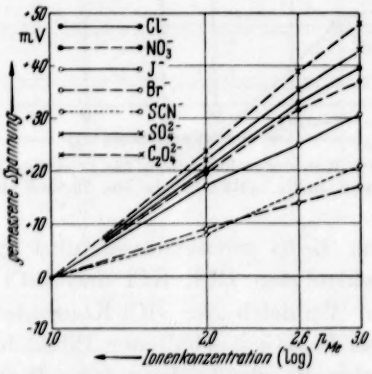

Abb. 17. Anionenkonzentrationseffekte aller untersuchten Kaliumsalze im Bereich höherer Konzentrationen. (Mittelwerte aus jeweils 10 Meßreihen.) Bezugspunkt $\Delta^e p\,(p_{Me} = 1) \equiv 0$.

Salze, doch ist der Unterschied bei weitem nicht so deutlich wie bei den mehrwertigen Kationen. Ebenso ist auch eine Gruppenbildung der Ionen nicht zu beobachten; lediglich das Rhodanid und das Bromid unterscheiden sich etwas deutlicher von den übrigen Anionen. Diese nur undeutlichen Differenzen gaben die Veranlassung, nur jeweils 10 Versuchsreihen durchzuführen. Es muß einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben, die erhaltene Ionenreihe:

$$(COO)_2^{2-} > SO_4^{2-} > Cl^- > NO_3^- > J^- > SCN^- < Br^-$$

durch weitere Messungen zu stützen.

2. Beeinflußbarkeit der Konzentrationseffekte.

a) Einflüsse des Aufzuchtmediums.

In den folgenden Experimenten sollte versucht werden, durch Variation der Außenbedingungen Änderungen des Konzentrationseffektes hervorzurufen. Sollte sich das als möglich erweisen, so würde damit vielleicht ein Angriffspunkt zu einer Analyse der plasmatischen Grenzschicht gegeben sein.

Für die nächsten Versuche wurden daher die Keimlinge nicht wie bisher im annähernd wasserdampfgesättigten Raum herangezogen, sondern in verschiedene

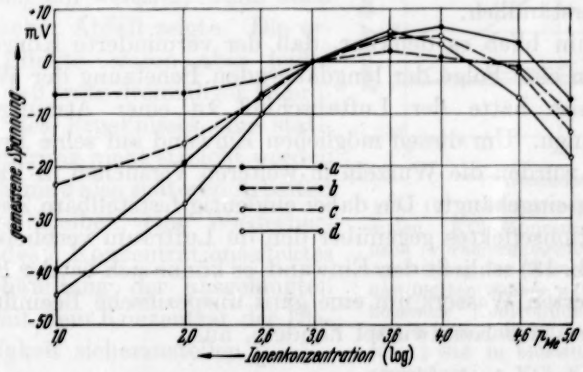

Abb. 18. Einfluß der Aufzuchtbedingungen auf die Höhe des KCl-Konzentrationseffektes bei *Lepidium*-Keimlingen. *a* In feuchter Luft aufgezogene Kontrollpflanzen (48 Std alt); *b* im Alter von 48 Std für 12 Std in bidestilliertes Wasser eingehängte Keimlinge, Bezugselektrode an die Wurzel angelegt; *c* gleichermaßen behandelte Keimlinge, Bezugselektrode jedoch an das Hypocotyl angelegt; *d* Keimlinge im Alter von 48 Std für 12 Std in PFEFFERsche Nährlösung eingehängt, Bezugselektrode der Wurzel angelegt. (Mittelwerte aus jeweils 20 Meßreihen.)

Lösungen einwachsen gelassen. Dazu wurden nach 48 Std die Stopfen der Anzuchtgefäße auf neue Gläser umgesetzt, die so weit mit der zu prüfenden Lösung gefüllt waren, daß die Keimlinge bis dicht unterhalb der Kotyledonen darin eintauchten. In Versuchen mit Substanzen, die nur in geringen Mengen zur Verfügung standen, wurden statt der Reagensgläser kleinere Präparatengläschen verwendet. In den zu prüfenden Medien blieben die Wurzeln dann weitere 12 Std; entsprechende Kontrollpflanzen verblieben jedesmal in den Anzuchtgefäßen. Die Wurzeln gelangten in diesen Versuchen also erst im Alter von 60 Std zur Messung; die Samen von vornherein in die Meßlösung einzubringen, erwies sich als weniger günstig, da dann eine deutliche Verlangsamung des Streckungswachstums eintrat.

Im ersten Versuch wurden die Wurzeln für 12 Std in frisches bidestilliertes Wasser eingehängt. Anschließend wurde die Höhe des KCl-Konzentrationseffektes gemessen, wobei die Bezugselektrode in einer Serie der nicht kutinisierten Wurzeloberfläche, in einer anderen dagegen dem Hypocotyl anlag. Gegenüber den Kontrollpflanzen zeigte sich in beiden Fällen ein deutlicher Rückgang des Effektes, der jedoch in der ersten Serie ungleich stärker war (Abb. 18). Als *Arbeitshypothese* wurde

die Annahme gemacht, *daß eine für die Ausbildung der beobachteten Grenzflächenspannungen wichtige Substanz X aus der Wurzeloberfläche in das umgebende destillierte Wasser austritt.* Schon früher hatten OSTERHOUT und HILL (1934a u. b) sowohl den Verlust der elektrischen Reizbarkeit, als auch den des Chemischen Effektes[1] bei mit destilliertem Wasser behandelten *Nitellen* als Auslaugung einer „Sensibilisator"-Substanz gedeutet. Dabei mußte das kutinisierte Hypocotyl einer solchen Dialyse naturgemäß einen wesentlich größeren Widerstand entgegensetzen als die mehr oder weniger unveränderte Zellulosemembran der Keimwurzel. So wäre der verschieden starke Rückgang des KCl-Konzentrationseffektes verständlich.

Immerhin blieb es denkbar, daß der verminderte Konzentrationseffekt allein eine Folge der langdauernden Benetzung der Wurzeln sei. Beispielsweise hätte der Luftabschluß zu einer Atmungshemmung führen können. Um diesen möglichen Einwand auf seine Berechtigung zu prüfen, wurden die Wurzeln in weiteren Versuchen in PFEFFERsche Nährlösung eingehängt. Die dabei eindeutig feststellbare Zunahme des Konzentrationseffektes gegenüber den im Luftraum verbliebenen Kontrollen (Abb. 18) schließt den Einwand, es könne sich bei der Einwirkung des destillierten Wassers um eine ganz unspezifische Beeinflussung des Stoffwechsels der Keimwurzel handeln, aus.

b) Bedeutung exosmierender Faktoren für die Ladungstrennung.

Nunmehr konnte versucht werden, eine eventuell exosmierte Substanz zu isolieren und gegebenenfalls chemisch zu charakterisieren. Dazu wurden rund 10000 *Lepidium*-Samen in unter Petrischalendeckeln eingeklemmten Mullsäckchen (chemisch reine Baumwolle) zum Keimen gebracht. Die Samen waren zunächst mit mehrfach gewechseltem Wasser gewaschen und dann 5 min lang mit 0,1%iger Sublimatlösung behandelt worden, worauf sie sorgfältig mit sterilem Wasser nachgewaschen wurden. Auch sämtliche verwendeten Glassachen und Mulltücher sowie das als Dialysierflüssigkeit dienende bidestillierte Wasser waren sterilisiert worden. Um die gleichen Bedingungen wie im Versuch einzuhalten, wurden die Petrischalen für 60 Std in den Thermostaten (22° C) verbracht. Bereits nach 36 Std bildeten die Keimwurzeln in dem Wasser ein dichtes Geflecht.

Nach 60 Std wurde das beim Schütteln leicht schäumende Wasser abfiltriert und sofort in eine Vakuumdestillationseinrichtung gefüllt. Die rund 250 cm^3 der Ausgangslösung wurden bei 30° C und 9 mm Hg

[1] Unter dem „Chemischen Effekt" oder „Salzeffekt" ist nach OSTERHOUT die Erscheinung zu verstehen, daß zwischen zwei Punkten einer Pflanze bei Ableitung mit zwei gleichkonzentrierten Lösungen verschiedener Elektrolyte in der Regel eine Spannung auftritt.

Luftdruck auf etwa 15 cm³ eingeengt. Vor Beginn einer chemischen Untersuchung wurden in dieses frische Konzentrat 60 Std alte Wurzeln eingehängt, deren Konzentrationseffekt durch 12stündige Behandlung mit destilliertem Wasser erniedrigt worden war. Nach weiteren 12 Std wurde der KCl-Konzentrationseffekt bestimmt. Die Kontrollpflanzen waren für 24 Std in destilliertes Wasser verbracht worden. *Durch die Behandlung mit dem Konzentrat hatte die Steigung der Kurven gegenüber der Messung nach 60 Std wieder zugenommen* (Abb. 19), während sich bei den Wasserkontrollen ein weiterer, wenn auch sehr schwacher Abfall zeigte. Die erhaltenen Effekte waren aber leider so gering, daß trotz dreimaliger Reproduzierung des Ergebnisses eine statistische Sicherung nicht erreicht werden konnte. Es muß also späteren Arbeiten vorbehalten bleiben, eine Wiederherstellung des Konzentrationseffektes durch Behandlung der ausgelaugten Wurzeln mit dem Konzentrat der Dialysierflüssigkeit sicherzustellen.

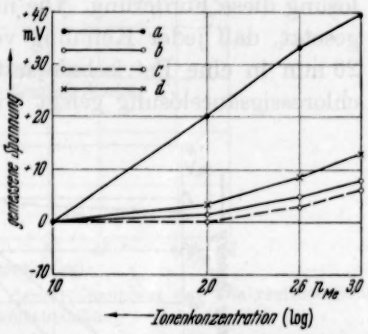

Abb. 19. Restituierbarkeit des normalen KCl-Konzentrationseffektes nach vorhergegangener 12stündiger Auslaugung der Keimwurzeln in bidestilliertem Wasser. *a* In feuchter Luft belassene Kontrollpflanzen (48 Std alt); *b* Keimlinge im Alter von 48 Std für 12 Std in bidestilliertes Wasser eingehängt; *c* KCl-Konzentrationseffekt nach insgesamt 24stündigem Aufenthalt der Keimwurzeln in bidestilliertem Wasser; *d* Keimlinge nach 12stündigem Aufenthalt in bidestilliertem Wasser für weitere 12 Std in das Vakuumkonzentrat der Dialyseflüssigkeit verbracht. (Mittelwerte aus jeweils 40 Meßreihen.)
Bezugspunkt $\Delta^e p\ (p_{Me} = 1) \equiv 0$.

c) Versuche mit abgetöteten Wurzeln.

Die Ergebnisse der vorhergehenden Versuchsreihen drängten nun zur Aufklärung der physiologischen Bedeutung und chemischen Konstitution jener ausgeschiedenen Substanz X. Dazu könnte versucht werden, diesen Stoff, der als wahrscheinlicher Träger der Oberflächenaktivität des Dialysates vielleicht auch Baustein der plasmatischen Grenzschicht sein könnte, innerhalb des Plasmas niederzuschlagen. Es wäre dann zu untersuchen, welchen Einfluß dieser die Zelle sicherlich stark schädigende Eingriff auf die Höhe der Grenzflächenspannungen ausüben würde, wobei natürlich in Parallelversuchen die Frage zu klären bliebe, ob nicht auch hier ein ganz unspezifischer Effekt infolge der zumindest partiellen Zerstörung der plasmatischen Strukturen vorliegen könnte.

Um nun die exosmierende Substanz im Plasma der intakten Wurzel niederschlagen zu können, wäre es zunächst erforderlich, ein geeignetes Fällungsmittel ausfindig zu machen. Ein kräftiger feinflockiger Niederschlag ließ sich im Vakuumkonzentrat bei Zusatz von 10%iger

Bleiazetatlösung beobachten. Da nun damit zu rechnen war, daß die Zellen bei Behandlung mit diesem Reagens rasch getötet werden, so mußte für den Kontrollversuch nach einem Zellgift gesucht werden, das den exosmierenden Faktor nicht niederzuschlagen vermag. Unter den rasch eindringenden Fixierungsmitteln, die durch Eiweißflockung stärkste Strukturzerstörung garantieren, erfüllte eine 20%ige Trichloressigsäurelösung diese Forderung. Die nächste Versuchsreihe wurde daher so angesetzt, daß jeder Keimling vor dem Einbetten in den Isoliersteg für 20 min in eine Petrischale mit 10%iger Bleiazetat- bzw. 20%iger Trichloressigsäurelösung gelegt wurde. In der ersten Lösung wurden die

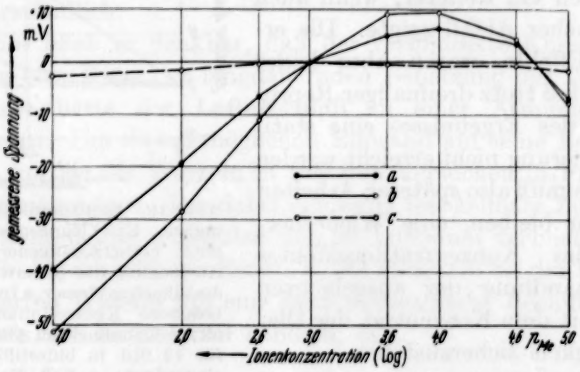

Abb. 20. KCl-Konzentrationseffekt an abgetöteten *Lepidium*-Keimwurzeln. *a* Lebende Kontrollpflanzen; *b* mit Trichloressigsäurelösung abgetötete Wurzeln; *c* mit Bleiazetatlösung abgetötete Wurzeln.

Wurzeln steif und spröde, in der zweiten, ebenso wie ein zum Vergleich eingelegtes Gelatineblättchen, weich und fast schmierig in ihrer Konsistenz. Das Einbetten mußte mit allergrößter Vorsicht geschehen, da die Wurzeln, vor allem nach der Trichloressigsäurebehandlung, leicht zerrissen.

Bei der Untersuchung des KCl-Konzentrationseffektes ergab sich nun (Abb. 20) ein *nahezu restloses Verschwinden der Spannungen nach der Bleibehandlung.* Umgekehrt zeigte sich eine *deutliche Zunahme der Kurvensteigung nach der Fixierung mit der Trichloressigsäure.* Dieser Befund zeigt die mögliche Bedeutung der ausgelaugten Substanz für die beobachtete Ladungstrennung an der Plasmagrenzschicht. *Dem Eiweißgerüst der Zelle kann nach diesen Versuchen nur eine untergeordnete Rolle für das Auftreten des Konzentrationseffektes zugeschrieben werden.* Überraschend bleibt zunächst die Zunahme der Spannungen nach der Fixierung.

3. Membranwirkung der Dialyseflüssigkeit.

Die Deutung der bisherigen Ergebnisse erschien möglich durch die Annahme, daß eine für die Bestimmung der Grenzschichtspannungen

wesentliche Substanz X durch destilliertes Wasser aus dem lebenden Gewebe extrahiert werden kann. Es lag nun die Frage nahe, ob sich an künstlichen aus der Dialyseflüssigkeit hergestellten Membranen dem

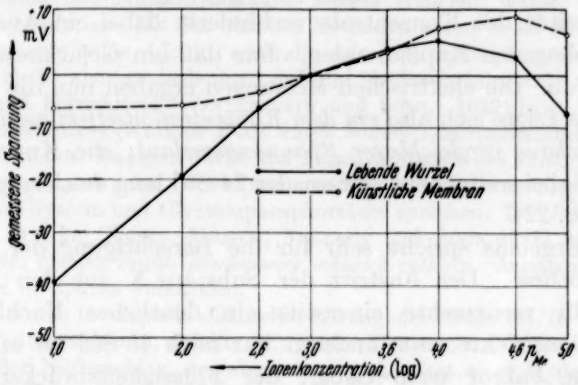

Abb. 21. KCl-Konzentrationseffekt an einer aus dem Konzentrat der Dialyseflüssigkeit hergestellten Flüssigkeitsbrücke.

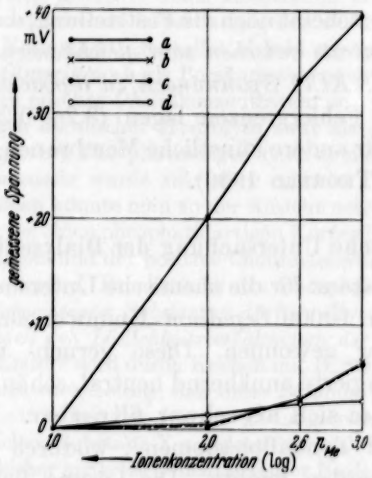

Abb. 22. KCl-Konzentrationseffekt an dem Konzentrat der Dialyseflüssigkeit im Vergleich zu den an der Wurzel beobachteten Effekten. *a* Lebende Wurzel (in wasserdampfgesättigter Atmosphäre aufgezogen); *b* Wurzel nach 24stündiger Auslaugung in bidestilliertem Wasser; *c* künstliche Membran; *d* durch Bleiazetatlösung abgetötete Wurzel. Bezugspunkt $\Delta^e p\,(p_{Me} = 1) \equiv 0$.

Konzentrationseffekt an Keimwurzeln vergleichbare Spannungen ausbilden. Die Versuchsanordnung glich der der Abb. 5. Um eine Verunreinigung der Meßlösungen zu verhindern, wurde die Dialyseflüssigkeit in der Glasbrücke *H* durch Gelatine eingedickt. In all diesen Versuchen lagen die mit KCl-Lösungen beobachteten Spannungen stets innerhalb der Fehlergrenzen.

Bei einer späteren Wiederholung dieser Messungen wurden etwa 200 cm³ Dialyseflüssigkeit am Vakuum so weit eingeengt, bis nur mehr ein glyzerinartig viskoser, schwefelgelber Rest zurückblieb. Dieser reichte für die Füllung von 14 ⌐¬-förmig gebogenen Glaskapillaren. Die hohe Viskosität des Konzentrats verhinderte dabei ein Auslaufen aus den hochgebogenen Kapillarenden, ohne daß ein Gelatinezusatz erforderlich wurde. Die elektrischen Messungen ergaben nun die Kurve der Abb. 21. Es zeigte sich also *ein dem Konzentrationseffekt an der lebenden Wurzel durchaus vergleichbarer Spannungsverlauf*; die Kurvensteigung entsprach dabei weitgehend der an der 24 Std lang ausgelaugten Keimwurzel (Abb. 22).

Dieses Ergebnis spricht sehr für die Berechtigung der gewählten Arbeitshypothese. Der Austritt der Substanz X aus den Zellen der Keimwurzeln verursachte einerseits ein deutliches Nachlassen der Konzentrationseffekte, zum anderen war nach 48 Std im umgebenden Medium ein Faktor nachweisbar, der Flüssigkeitsbrücken aus der Dialyseflüssigkeit den Charakter einer gegenüber konzentrierten Elektrolytlösungen bevorzugt kationenpermeablen Membran verlieh.

Bemerkenswert erscheint noch die Feststellung, daß *auch bei Zwischenschaltung des Konzentrats zwischen zwei gleichkonzentrierte Lösungen des gleichen Elektrolyten (KCl) Spannungen zu beobachten* waren, die deutlich außerhalb der Fehlergrenzen lagen ($3{,}2 \pm 0{,}2$ mV). Der gleiche Effekt wurde auch für andere künstliche Membranen, so für Nitrobenzolfilme, beschrieben (TEORELL 1936).

C. Chemische Untersuchung der Dialyseflüssigkeit.

Die Ausgangssubstanz für die chemische Untersuchung wurde durch das Einhängen von 10000 *Lepidium*-Keimwurzeln in rund 250 cm³ bidestilliertes Wasser gewonnen. Diese geruch- und geschmacklose Dialyseflüssigkeit reagierte annähernd neutral, schäumte beim Schütteln sehr stark und erwies sich als schwer filtrierbar. Im durchfallenden Licht zeigte sie das Tyndallphänomen[1], wodurch auf ihre kolloidale Natur geschlossen werden konnte. Die Lösung ließ sich am Wasserstrahlvakuum nur sehr langsam einengen; dabei trat bald eine leichte Gelbfärbung auf, die bei Zusatz von Alkalihydroxyden deutlich zunahm. Der Farbstoff erwies sich als an Kohle adsorbierbar.

Nach Konzentrierung des Dialysates auf etwa $^1/_{10}$ des ursprünglichen Volumens wurde versucht, die exosmierte Substanz chemisch zu charakterisieren. Eine exakte Aufarbeitung des im Dialysat zweifellos gegebenen Stoffgemisches mußte im Rahmen der vorliegenden Arbeit

[1] Als *Tyndallphänomen* oder *Faraday-Tyndalleffekt* bezeichnet man die auffällige Lichtstreuung von Lösungen mit einer dispersen Phase kolloidaler Größenordnung (EUCKEN 1934).

zurückgestellt werden. Es konnte also lediglich geprüft werden, ob sich Anhaltspunkte für gewisse Stoffgruppen auffinden ließen.

Während nun *alle Reaktionen auf Eiweißstoffe* (Biuret- und Xanthoproteinreaktion, Fällung mit Trichloressigsäure) *negativ* verliefen, wurde Fehlingsche *Lösung schwach reduziert.* Mit den üblichen Methoden waren weder das in Wurzeln wiederholt nachgewiesene Adenin, noch die Adenylpyrophosphorsäure zu identifizieren. Es bleibt aber zu bedenken, daß die Nachweisreaktionen mit Kaliumferrocyanid und Ferrichlorid (Winterstein und Sömlo 1933) bzw. mit Kupfersulfat und Cobaltnitrat (Klimek 1933) durch andere Lösungsbestandteile gestört worden sein könnten. Dagegen dürfte der negative Ausfall des Versuchs, Glyzerin als Borsäureester durch seine grüne Flammenfärbung nachzuweisen, gegen die Anwesenheit von Glyzerin und Glyzerinphosphorsäure sprechen. Der *Perjodidtest auf Cholin* nach Staněk (Klein, Krisch, Pollauf und Soos 1931) hingegen war *schwach positiv*; ebenso wurde *Bromwasser schwach entfärbt.* Anorganisches Phosphat war nur in Spuren vorhanden.

Nunmehr wurde in schwach alkalischer Lösung mit Bleiazetat, in Kontrollversuchen mit Cadmiumchlorid, gefällt. Mit beiden Reagenzien bildete sich ein feinflockiger weißer Niederschlag, der abgetrennt und sofort einer Hydrolyse unterworfen wurde. In mehreren Ansätzen wurde jeweils 15 min lang entweder mit Säuren (n-HCl oder n-H_2SO_4), oder auch zur Kontrolle mit Basen (n-KOH oder gesättigter wäßriger $Ba(OH)_2$) gekocht. Nach Abfiltrieren vom Bodensatz wurden alle Reaktionen, die für das frische Dialysat angegeben wurden, wiederholt. Dabei trat nach Erhitzen mit Kaliumhydrogensulfat alsbald ein scharfer Acroleingeruch auf; außerdem ließ sich *Glyzerin* noch als Borsäureester nachweisen. Der Perjodidtest zeigte eine sehr stark erhöhte *Cholin*konzentration an. Die *Reaktion mit Ammoniummolybdat* war nach alkalischer Hydrolyse zwar als *positiv* zu bezeichnen, doch waren wesentlich größere Phosphatmengen nach dem Kochen mit Schwefelsäure feststellbar. *Bromwasser* wurde *sehr stark entfärbt.*

Nach diesen Ergebnissen könnte man zu der Ansicht neigen, daß es sich bei der exosmierenden Substanz um einen phosphatidartigen Körper handelt. Die schwache Entfärbung des Bromwassers und der positive Cholinnachweis im frischen Dialysat lassen vermuten, daß außerdem Bruchstücke des Phosphatidmoleküls austreten. *Die im Hydrolysat nachgewiesenen Substanzen dürften Glyzerinphosphorsäure und Cholin sowie, beurteilt nach den Löslichkeitsverhältnissen der Bleisalze, auch ungesättigte Fettsäuren sein.* Erstere wird durch Kochen mit H_2SO_4 weiter gespalten. Es sei jedoch mit allem Nachdruck betont, daß diese Befunde noch keineswegs dazu berechtigen, die Phosphatide mit der für die Ladungstrennung an der Plasmagrenzfläche verantwortlichen Substanz X zu identifizieren. Es ist immer noch damit zu rechnen, daß ein bisher analytisch nicht erfaßter Begleitstoff für die Permeationsverhältnisse entscheidend ist.

Lundegårdh und Stenlid (1944) hatten bei der spektroskopischen Untersuchung eines entsprechend erhaltenen Dialysates von Weizen-Keimwurzeln ein Absorptionsmaximum bei $\sim$ 260 mμ erhalten, woraus sie auf die sonst chemisch nicht bewiesene Anwesenheit von Adenylsäure schlossen. Unter Zugrundelegung dieser Annahme zerlegten sie das erhaltene Spektrum in zwei Einzelkurven, wobei die Restabsorption mit einem Maximum bei 255 mμ als Anhaltspunkt für das Vorliegen eines Flavonols angesehen wurde. Eine einzige Farbreaktion und die Tatsache der Beschleunigung der Ascorbinsäurezersetzung durch Peroxydase in Gegenwart des Dialysates führten die Autoren zu dem Schluß, daß neben dem Nucleotid auch noch 3′-4′-Dioxyflavonol exosmiere. Ein von Dimroth[1] hergestelltes UV-

[1] Herrn Prof. Dr. K. Dimroth möchte ich für die Herstellung des UV-Absorptionsspektrums meinen herzlichen Dank aussprechen.

Absorptionsspektrum des in der vorliegenden Arbeit untersuchten Dialysates (Abb. 23) ergab ein völlig anderes Bild. Beim Absorptionsmaximum der Adenylsäure (260 mμ) besitzt die Extinktion ein deutliches Minimum. Da wir aber über die quantitativen Verhältnisse der exosmierenden Substanzen noch ganz im unklaren sind, besteht immer noch die Möglichkeit einer bloßen Überdeckung des Adenylsäurespektrums. Jedenfalls erscheinen die von LUNDEGÅRDH und STENLID aus dem spektroskopischen Befund gezogenen Schlüsse überaus gewagt. Insbesondere dürfte die Zerlegung der Absorptionskurve in zwei Teilkurven einer Kritik nicht standhalten können, zumal die Regel der einfachen Addierbarkeit der Absorptionskoeffizienten der einzelnen Komponenten eines Substanzgemisches durchaus nicht immer gültig ist (DIMROTH 1939).

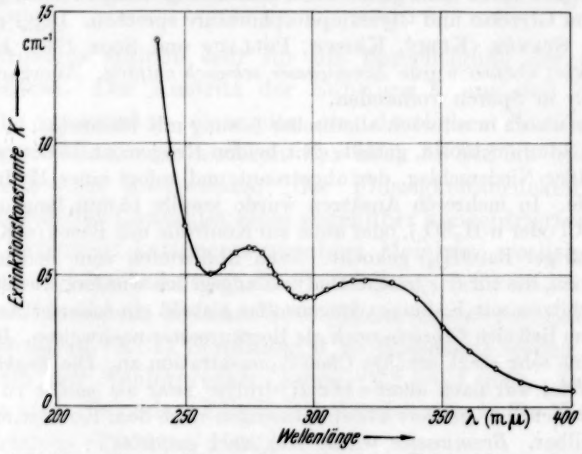

Abb. 23. UV-Absorptionsspektrum des essigsauren Vakuumkonzentrats (20 : 1) der Dialyseflüssigkeit.

D. Statistische Bearbeitung der Ergebnisse.

Zum Abschluß des experimentellen Teils soll eine kurze Übersicht über die Zuverlässigkeit der einzelnen Resultate gegeben werden. Es war von vornherein beabsichtigt, alle wesentlichen Versuchsreihen bis zur statistischen Sicherung der Hauptergebnisse fortzusetzen. Im Interesse einer Beschränkung der Streuung war der Auswahl der Versuchsobjekte eine ganz besondere Sorgfalt zu widmen. Messungen an Einzelzellen hatten wiederholt ergeben, daß die individuellen Schwankungen des Konzentrationseffektes recht beträchtlich sind (JOST 1927b). Mißt man dagegen Zellgewebe, so kann man möglicherweise mit einer Mittelwertbildung durch die gleichzeitige Messung zahlreicher Zellen rechnen. Diese Überlegung führte zur Wahl der Keimwurzeln als Hauptversuchsobjekt.

Als Streuungsmaß sind im folgenden für alle Meßwerte die „mittleren Abweichungen der Mittelwerte" berechnet, die definiert sind durch die Gleichung

$$s_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2}{n(n-1)}}, \qquad (2)$$

wobei x_i die Einzelmessungen, $\bar{x}$ deren Mittelwert und n die Zahl der Messungen innerhalb der betreffenden Versuchsreihe bedeuten.

Schon die bloße Betrachtung der Abb. 8 zeigt die große Übereinstimmung zwischen Maximal- und Mittelwertkurve. Tatsächlich läßt die Errechnung der mittleren Abweichungen bei nur einer der beiden Kurven erkennen, daß keine statistisch zu sichernden Differenzen vorliegen (Tabelle 1).

Ebenso weitgehend ist die Übereinstimmung der Kurven bei Wechsel des Bezugspunktes. Es ist praktisch gleichgültig, ob die Bezugslösung an die Wurzel oder an das Hypocotyl gebracht wird (Abb. 9).

Nachdem durch diese Befunde die Methodik grundsätzlich gerechtfertigt war, konnte zur Messung des Konzentrationseffektes übergegangen werden. Die Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Streuung des Kationenkonzentrationseffektes. Zur Beurteilung der Frage, inwieweit die erhaltene Ionenreihe statistisch gesichert ist, wurden die mittleren Differenzen je zweier korrespondierender Meßwerte mit verschiedenen Elektrolyten nach der von KOLLER (1943) gegebenen Formel

Tabelle 1. *Differenzen zwischen Mittel- und Maximalwerten des KCl-Konzentrationseffektes.*

Molarität der Meßlösung	Mittelwerte	Maximalwerte
10^{-1}	$-43{,}3 \pm 2{,}2$	$-45{,}5$
10^{-2}	$-20{,}9 \pm 0{,}7$	$-21{,}3$
$10^{-2{,}6}$ *	$-6{,}4 \pm 0{,}8$	$-6{,}6$
$10^{-3{,}6}$	$+5{,}2 \pm 1{,}1$	$+5{,}3$
10^{-4}	$+10{,}0 \pm 1{,}5$	$+11{,}2$
$10^{-4{,}6}$	$+7{,}7 \pm 2{,}4$	$+8{,}9$
10^{-5}	$-5{,}5 \pm 2{,}5$	$-5{,}2$

* Die ungewohnte Schreibweise der Zehnerpotenzen bei den Molaritätsangaben ($10^{-2{,}6}$ statt $2{,}5 \cdot 10^{-3}$) wurde gewählt, um eine leichtere Umrechnung in die p_{Me}-Werte zu ermöglichen.

$$s_D = \sqrt{s_{\bar{x}}^2 + s_{\bar{y}}^2} \tag{3}$$

($s_{\bar{x}}$ und $s_{\bar{y}}$ = mittlere Fehler der Mittelwerte $\bar{x}$ und $\bar{y}$ der beiden Meßreihen, s_D = mittlerer Fehler der Differenz $\bar{x} - \bar{y}$)

berechnet. Mit dem nach der Gleichung

$$t_M = \frac{\bar{x} - \bar{y}}{s_D} \tag{4}$$

Tabelle 2. *Streuung der gemessenen Kationenkonzentrationseffekte.*

Molarität	H_3O^+	NH_4^+	K^+	Li^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}
10^{-1}	$-47{,}2$	$-41{,}0$	$-39{,}5$	$-25{,}2$	$-21{,}7$	$-6{,}0$	$-1{,}5$
	$\pm 1{,}3$	$\pm 3{,}5$	$\pm 1{,}8$	$\pm 2{,}7$	$\pm 2{,}0$	$\pm 3{,}0$	$\pm 2{,}1$
10^{-2}	$-25{,}7$	$-21{,}2$	$-19{,}3$	$-11{,}0$	$-10{,}3$	$-7{,}8$	$-4{,}5$
	$\pm 1{,}5$	$\pm 2{,}2$	$\pm 1{,}1$	$\pm 1{,}3$	$\pm 1{,}0$	$\pm 2{,}0$	$\pm 1{,}4$
$10^{-2{,}6}$	$-10{,}9$	$-7{,}1$	$-6{,}4$	$-2{,}6$	$-3{,}1$	$-5{,}0$	$-2{,}8$
	$\pm 0{,}8$	$\pm 1{,}1$	$\pm 0{,}5$	$\pm 0{,}7$	$\pm 0{,}6$	$\pm 0{,}9$	$\pm 0{,}9$
$10^{-3{,}6}$	$+11{,}1$	$+8{,}1$	$+4{,}9$	$+1{,}6$	$+2{,}3$	$+6{,}7$	$+5{,}4$
	$\pm 1{,}3$	$\pm 2{,}4$	$\pm 0{,}6$	$\pm 1{,}0$	$\pm 0{,}9$	$\pm 1{,}4$	$\pm 1{,}4$
10^{-4}	$+14{,}0$	$+9{,}4$	$+6{,}5$	$+1{,}3$	$+1{,}4$	$+7{,}4$	$+6{,}4$
	$\pm 2{,}8$	$\pm 2{,}5$	$\pm 1{,}0$	$\pm 1{,}6$	$\pm 1{,}4$	$\pm 1{,}6$	$\pm 2{,}1$
$10^{-4{,}6}$	$+17{,}0$	$+10{,}1$	$+3{,}6$	$-2{,}7$	$-4{,}0$	$+4{,}6$	$+7{,}2$
	$\pm 4{,}9$	$\pm 3{,}5$	$\pm 1{,}6$	$\pm 2{,}0$	$\pm 1{,}9$	$\pm 1{,}5$	$\pm 2{,}2$
10^{-5}	$+11{,}0$	$-2{,}8$	$-6{,}7$	$-13{,}0$	$-13{,}9$	$-2{,}4$	$+2{,}2$
	$\pm 5{,}9$	$\pm 4{,}6$	$\pm 1{,}8$	$\pm 2{,}5$	$\pm 2{,}2$	$\pm 2{,}4$	$\pm 2{,}7$

gewonnenen Quotienten wurde unter Zugrundelegung von $n_1 + n_2 - 2$ Freiheitsgraden (n_1 und n_2 sind die Zahlen der Einzelmessungen innerhalb der Meßreihen 1 und 2) in der von PÄTAU (1943) gegebenen t-Tafel der zugehörige P-Wert[1] aufgesucht.

Tabelle 3. *P-Werte für die Differenzen der Kationenkonzentrationseffekte.*

	H_3O^+	NH_4^+	K^+	Li^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}
H_3O^+	—	0,009	<0,0002	+	+	+	+
NH_4^+	0,009	—	0,11	<0,0002	+	+	+
K^+	<0,0002	0,11	—	<0,0002	+	+	+
Li^+	+	<0,0002	<0,0002	—	0,3	+	+
Na^+	+	+	+	0,3	—	<0,0002	+
Mg^{2+}	+	+	+	+	<0,0002	—	0,08
Ca^{2+}	+	+	+	+	+	0,08	—

Die Tabelle 3 zeigt den Grad der statistischen Sicherung der Kationenkonzentrationseffekte. War ein eindeutiger Unterschied zweier Kationen (z. B. K^+/Mg^{2+}) aus den bereits bekannten P-Werten einer deutlich kleineren Differenz (etwa K^+/Li^+) zu erschließen, so wurde dies durch ein Kreuz angedeutet. *Als statistisch gut gesichert wurden*, entsprechend der allgemeinen Konvention, *nur P-Werte unterhalb* 0,0027, als schwach gesichert solche unterhalb 0,01 *betrachtet*. Die Tabelle 3 ergibt, daß lediglich die Kationenpaare NH_4^+/K^+, Li^+/Na^+ und Mg^{2+}/Ca^{2+} nicht zu trennen sind. Damit ist die *Ionenreihe in der im experimentellen Teil bereits gegebenen Formulierung*

$$H_3O^+ > NH_4^+,\ K^+ > Li^+,\ Na^+ > Mg^{2+},\ Ca^{2+}$$

als *gesichert* zu betrachten.

Eine statistische Bearbeitung des Konzentrationseffektes bei *Bellis* unterblieb, da allein durch die Wahl von Freilandexemplaren als Versuchsmaterial eine erhebliche Streuung bedingt ist.

Tabelle 4. *Streuung der gemessenen Anionenkonzentrationseffekte.*

Molarität	$C_2O_4^{2-}$	SO_4^{2-}	Cl^-	NO_3^-	J^-	SCN^-	Br^-
10^{-1}	−48,0	−43,2	−39,5	−37,1	−30,7	−21,1	−17,2
	±3,7	±4,7	±1,8	±4,8	±6,4	±5,6	±3,2
10^{-2}	−23,2	−21,0	−19,3	−17,6	−13,4	−13,0	−7,9
	±2,5	±3,4	±1,1	±3,1	±3,6	±3,2	±1,4
$10^{-2,6}$	−9,0	−7,6	−6,4	−5,3	−5,6	−4,7	−2,9
	±1,5	±1,8	±0,5	±1,7	±1,6	±2,3	±1,1
$10^{-3,6}$	+6,5	+8,5	+4,9	+4,7	+2,6	+0,6	−0,1
	±1,3	±2,3	±0,6	±2,0	±1,4	±2,2	±1,0
10^{-4}	+7,7	+10,9	+6,5	+7,9	+2,1	+3,3	−1,2
	±1,2	±2,4	±1,0	±2,8	±2,5	±3,6	±1,8
$10^{-4,6}$	+9,3	+9,3	+3,6	+5,6	+0,3	−2,8	−6,0
	±4,1	±3,2	±1,6	±3,3	±2,3	±3,9	±2,0
10^{-5}	+1,8	−11,4	−6,7	−0,3	−9,8	−11,9	−14,3
	±5,1	±3,9	±1,8	±4,7	±3,2	±4,1	±3,7

[1] P ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß *rein zufällig* eine Abweichung einer Messung x_n oder y_n auftritt, die $\geq \bar{x} - \bar{y}$ ist.

Die Differenzen zwischen den einzelnen Anionen ergaben sich als wesentlich schwächer ausgeprägt (Tabelle 4). Tatsächlich gelingt es hier auch nur, das Rhodanid ($P = 0{,}002$) und das Bromid ($P = 0{,}0002$) vom Chlorid zu trennen. Es erscheint jedoch möglich, bei weiterer Fortsetzung der Messungen auch zur Sicherung der erhöhten Steigung wenigstens des Oxalates zu gelangen. Jedenfalls haben bereits die relativ wenigen Anionenversuchsreihen den eindeutigen *Beweis erbracht, daß nicht allein die Kationen die Höhe der gemessenen Spannungen bestimmen.*

Tabelle 5. *Streuung der KCl-Konzentrationseffekte ausgelaugter Keimwurzeln.*

Molarität	Kontrollen	Wurzel in Wasser	Hypocotyl in Wasser
10^{-1}	$-39{,}5 \pm 1{,}8$	$-6{,}3 \pm 1{,}8$	$-23{,}3 \pm 4{,}7$
10^{-2}	$-19{,}3 \pm 1{,}1$	$-6{,}1 \pm 1{,}8$	$-15{,}4 \pm 3{,}2$
$10^{-2{,}6}$	$-6{,}4 \pm 0{,}5$	$-3{,}3 \pm 1{,}0$	$-6{,}5 \pm 1{,}4$

Der nächste Versuch beschäftigte sich mit der Möglichkeit, die Grenzflächenspannungen durch Behandlung der Wurzeln mit destilliertem Wasser bzw. PFEFFERscher Nährlösung zu beeinflussen (Abb. 18). Dabei wurde ein Unterschied festgestellt, je nachdem, ob die Bezugslösung das Hypocotyl oder die Wurzeloberfläche berührte. Mit den in der Tabelle 5 angeführten Werten berechnet sich ein optimaler P-Wert von 0,003; die Differenz ist also recht gut gesichert. Auch zeigt sich ein deutlicher Abfall der Spannung gegenüber den Kontrollen. Auch die Zunahme der Spannungen nach Behandlung der Wurzeln mit Nährlösung ist mit einem P-Wert von 0,003 noch gesichert (Tabelle 6).

Tabelle 6. *Abhängigkeit des KCl-Konzentrationseffektes der Keimwurzeln vom Aufzuchtmedium.*

Molarität	Wurzel in Luft	Wurzel in Nährlösung
10^{-1}	$-39{,}5 \pm 1{,}8$	$-44{,}1 \pm 5{,}7$
10^{-2}	$-19{,}3 \pm 1{,}1$	$-27{,}1 \pm 3{,}2$
$10^{-2{,}6}$	$-6{,}4 \pm 0{,}5$	$-10{,}0 \pm 1{,}1$

Tabelle 7. *Restituierbarkeit des normalen KCl-Konzentrationseffektes der Keimwurzeln nach vorangegangener Auslaugung.*

Molarität	12 Std Aqua dest.	24 Std Aqua dest.	12 Std Aqua dest. + 12 Std Konzentrat
10^{-1}	$-8{,}0 \pm 1{,}5$	$-6{,}3$	$-12{,}9 \pm 2{,}0$
10^{-2}	$-6{,}6 \pm 1{,}2$	$-6{,}1$	$-9{,}7 \pm 1{,}3$
$10^{-2{,}6}$	$-2{,}9 \pm 0{,}7$	$-3{,}3$	$-4{,}5 \pm 0{,}5$

Anders hingegen sieht es mit den Versuchen aus, den normalen Konzentrationseffekt ausgelaugter Wurzeln durch Behandlung mit dem Vakuumkonzentrat der Dialyseflüssigkeit wiederherzustellen. Trotz relativ geringer Streuungen (Tabelle 7) sind die gemessenen Differenzen so klein, daß sie als sehr fraglich bezeichnet werden müssen ($P = 0{,}05$). Hier müssen systematische Versuchsreihen einsetzen, die dann vielleicht auch zur Entscheidung der Frage beitragen könnten, ob die Phosphatide mit dem hypothetischen Faktor X identifiziert werden dürfen.

Die mit abgetöteten Wurzeln durchgeführten Versuche führten in beiden Serien zu einem klaren Ergebnis. Sowohl die fast völlige Vernichtung des Konzentrationseffektes durch die Bleiazetatlösung ($P < 0{,}0002$), als auch die Steigerung des Effektes in der Trichloressigsäurelösung ($P < 0{,}0002$) sind sehr gut gesichert (Tabelle 8).

Tabelle 8. *KCl-Konzentrationseffekte lebender und abgetöteter Keimwurzeln.*

Molarität	Normalwert	Pb-vergiftet	Fixiert
10^{-1}	$-39{,}5 \pm 1{,}8$	$-2{,}8 \pm 4{,}8$	$-51{,}4 \pm 4{,}1$
10^{-2}	$-19{,}3 \pm 1{,}1$	$-1{,}4 \pm 2{,}5$	$-28{,}3 \pm 1{,}9$
$10^{-2{,}6}$	$-6{,}4 \pm 0{,}5$	$-0{,}3 \pm 0{,}9$	$-11{,}1 \pm 0{,}7$

Die Reproduzierbarkeit der Messungen an den aus dem Konzentrat der Dialyseflüssigkeit hergestellten Membranen erwies sich erwartungsgemäß als wesentlich besser als die der an der lebenden Pflanze ausgeführten Messungen. Trotz der insgesamt nur 14 Meßwerte ergaben sich die geringen Streuungen der Tabelle 9.

Tabelle 9. *Reproduzierbarkeit des KCl-Konzentrationseffektes an der hochkonzentrierten Dialyseflüssigkeit.*

Molarität	Künstliche Membran	24 Std ausgelaugte Wurzel
10^{-1}	$-6{,}3 \pm 0{,}6$	$-6{,}3$
10^{-2}	$-5{,}8 \pm 0{,}6$	$-6{,}1$
$10^{-2{,}6}$	$-3{,}3 \pm 0{,}3$	$-3{,}3$

Die Ergebnisse der Hauptversuche berechtigen also, abgesehen von dem Versuch, den Konzentrationseffekt ausgelaugter Wurzeln durch Einwirkung des Vakuumkonzentrats der Dialyseflüssigkeit wiederherzustellen, in allen Fällen zu allgemeingültigen Schlüssen.

III. Diskussion.

Es sei zunächst untersucht, mit welchem Recht die an ungereizten lebenden Pflanzen auftretenden elektrischen Erscheinungen als „bioelektrisch" bezeichnet werden dürfen. Wir wollen dabei einen Unterschied machen zwischen jenen Spannungen, die sich zu Ionenkonzentrationsänderungen des Außenmediums in Beziehung setzen lassen, und solchen, die an Pflanzenteilen im Kontakt mit zwei völlig identischen Ableitungsflüssigkeiten meßbar sind. Dieser letzte, als „Elektropolarität" der Pflanze bekannte Effekt sei zunächst außer acht gelassen.

Die Anschauung, daß die Membranen lebender Zellen eine Ladungstrennung bewirken können, wurde bereits von WI. OSTWALD (1890) vertreten. Auch die Schulen von MICHAELIS (1926, 1933) und OSTERHOUT (1928) versuchten, den Konzentrations- und Salzeffekt durch die Annahme verständlich zu machen, daß es sich bei der Zellmembran gleichsam um ein „*Ionensieb*" handele. Der bei der Pflanzenzelle im allgemeinen saure Charakter der Grenzschicht (LUNDEGÅRDH 1939, OSTERHOUT 1949), d. h. deren *negative Eigenladung*, wäre demnach der *Grund für die festgestellte bevorzugte Kationenpermeabilität der Zelle.*

Nun können an Grenzflächen aber auch dadurch Spannungen entstehen, daß entgegengesetzt geladene Ionen in den beiden aneinandergrenzenden Phasen verschiedene Verteilungskoeffizienten besitzen (BEUTNER 1912). Ob aber die von BEUTNER an seinen künstlichen Öl-Wassergrenzschichten beobachteten elektrischen Asymmetrien auf den *Einfluß* derartiger *ungleicher Verteilungskoeffizienten* oder

aber auf eine *Ionenadsorption* (ADAM 1941 u. a.) zurückgehen, soll hier nicht weiter untersucht werden.

Besonders häufig diskutiert worden sind jene Ionenverteilungen, die sich bei Anwesenheit einzelner nichtdiffusibler Ionen beiderseits einer Membran ausbilden. Die Bedingungen für die Entstehung derartiger DONNAN-*Gleichgewichte* — oder besser der noch von räumlichen Faktoren abhängigen GIBBS-DONNAN-Gleichgewichte (DANIELLI 1949) — sind an der lebenden Zellgrenzschicht insofern gegeben, als im Eiweißgerüst des lebenden Protoplasten Riesenionen vorliegen dürften. Dennoch erscheint es zweifelhaft, ob wir in der DONNAN-Verteilung mehr als einen vom lebenden Gewebe lediglich angestrebten Zustand sehen dürfen. Die auf derartige Ionenverschiebungen zurückführbaren Spannungen lassen sich durch die Formel

$$\Delta^e p = \frac{R \cdot T}{z_i \cdot F} \cdot \ln\left(1 + \frac{A}{y}\right) \tag{5}$$

[$\Delta^e p$ = sog. DONNAN-Spannung, A = Konzentration des indiffusiblen Ions, y = Konzentration des Elektrolyten innerhalb der Grenzschicht, übrige Bezeichnungen wie in Gl. (1) S. 614]

wiedergeben. Deren *quantitative Anwendung bei der Auswertung der an lebenden Geweben gemessenen Spannungen* (LUNDEGÅRDH 1941) *erscheint* aber allein insofern *äußerst bedenklich*, als die DONNANsche Gleichung unter der Voraussetzung unbegrenzter Volumina beiderseits der Membran berechnet wurde. Zum anderen steckt in ihr die Forderung der restlosen Dissoziation des Elektrolyten in den beiden aneinandergrenzenden Phasen und damit die Voraussetzung einer hohen Dielektrizitätskonstanten beider Medien. Zahlreiche Argumente, so die Unmischbarkeit mit Wasser, sind dagegen für die *niedrige Dielektrizitätskonstante der plasmatischen Grenzschicht* angeführt worden (OSTERHOUT 1937).

Betrachten wir in erster Näherung die für den Konzentrationseffekt der *Lepidium*-Wurzel verantwortliche Protoplasmagrenzschicht als reines „Ionensieb", so können wir die Diffusionsverhältnisse innerhalb dieser Membran durch die Angabe der HITTORFschen *Überführungszahlen* kennzeichnen. Diese sind definiert durch die Quotienten

$$n^+ = \frac{v^+}{v^+ + v^-} \quad \text{und} \quad n^- = \frac{v^-}{v^+ + v^-}$$

worin $v^\pm$ die Beweglichkeiten der Kat- bzw. Anionen sind. Zu ihrer Berechnung wurde ausgegangen von der Gleichung

$$\Delta^e p = -\frac{R \cdot T}{F} \cdot \left(\sum \frac{n_i}{z_i}\right) \cdot \ln \frac{a^\pm(c_1)}{a^\pm(c_2)} \tag{6}$$

[n_i = Überführungszahlen, $a^\pm(c_i)$ = Ionenaktivitäten; übrige Formelzeichen wie in Gl. (1) S. 614]. (EUCKEN 1944).

Werden an Stelle der Aktivitäten (Produkt aus Ionenkonzentration und Aktivitätskoeffizient) die Konzentrationen eingesetzt, so geht dieser Ansatz für Elektrolyte beliebiger Wertigkeit in die allgemeine Gleichung

$$\Delta^e p = -\frac{R \cdot T}{F} \cdot \frac{\frac{u^+}{z_i^+} - \frac{u^-}{z_i^-}}{u^+ + u^-} \cdot \ln \frac{c_1}{c_2} \tag{7}$$

über. Daraus ergibt sich, wenn man

$$k' \cdot \Delta^e p \cdot \log \frac{c_1}{c_2} \equiv \alpha \quad \text{und} \quad k' = \frac{1}{0{,}058}\ [\text{Volt}^{-1}]$$

setzt, für die Verhältnisse der Ionenwanderungsgeschwindigkeiten in der Grenzschicht

$$\frac{u^+}{u^-} = \frac{\frac{1}{z_i^-} + \alpha}{\frac{1}{z_i^+} - \alpha}. \tag{8}$$

Es wurden aus diesen Quotienten $\frac{u^+}{u^-} = \beta$ die Überführungszahlen errechnet, die sich bei der Festsetzung $n^+ + n^- \equiv 1$ ergeben zu

$$n^+ = \frac{\beta}{\beta + 1}. \tag{9}$$

Den Überführungszahlen proportional sind die Zahlen derjenigen Ionen, die (rein gedanklich) bei Ausschaltung jeglicher elektrostatischer Wechselwirkung einen bestimmten Querschnitt des Diffusionsfeldes im gleichen Zeitraum passieren würden. Da hier vor allem die Zahl derjenigen Ionen interessiert, die (wieder unter Vernachlässigung elektrostatischer Wechselwirkungen) eine gegebene Fläche in der gleichen Zeit durchwandert wie ein einziges Ion des entgegengesetzt geladenen Partners, war bei der Rechnung mit zweiwertigen Ionen, gleich ob Kationen oder Anionen, zu bedenken, daß in die Formeln für die Diffusionsspannung das hypothetische $^1/_2\,x^{2-}$- bzw. $^1/_2\,Me^{2+}$-Ion eingeht. In dem Verhältnis $\frac{u^+}{u^-} = \beta$ drücken die Wanderungsgeschwindigkeiten zweiwertiger Ionen in diesem Falle also auch die Geschwindigkeit des gedachten halben Ions aus. Um nun die Zahlen für die tatsächlich vorhandenen ganzen Ionen zu erhalten, wurde bei Magnesium und Calcium in die Formel $n^+ = \frac{\beta}{\beta + 1}$ nur der halbe Wert des errechneten Quotienten eingesetzt.

Sieht man von dem Wasserstoffion ab, für das ohnehin ein anderer Wanderungsmechanismus angenommen werden muß (EUCKEN 1944), so zeigen die einwertigen Kationen zunächst eine annähernde Konstanz der Überführungszahlen (Abb. 24), der bald ein allgemeiner Abfall folgt. Dagegen erkennt man bei den beiden zweiwertigen Ionen des Magnesiums und des Calciums anfangs einen deutlichen Anstieg; sie erreichen das Maximum ihrer relativen Wanderungsgeschwindigkeit (u^+/u^-) erst bei p_{Me}-Werten zwischen 2,6 und 3,6, entsprechend Ionenkonzentrationen von $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ bis $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ Mol/Liter. Die Anionen dagegen zeigen einen allgemeinen Anstieg (Abb. 25), der bei den zweiwertigen Ionen besonders ausgeprägt ist.

Sehr interessant ist auch die *Betrachtung des Membraneffektes*, worunter mit BRAUNER (1930) das Verhältnis des ermittelten Quotienten u^+/u^- zur gleichen Größe bei freier Diffusion verstanden sei. Die sehr starke scheinbare Förderung (Vergrößerung des Quotienten u^+/u^-) der zweiwertigen Kationen in verdünnteren Lösungen kommt hierbei ganz besonders deutlich zum Ausdruck (Abb. 26). Im Bereich starker Ver-

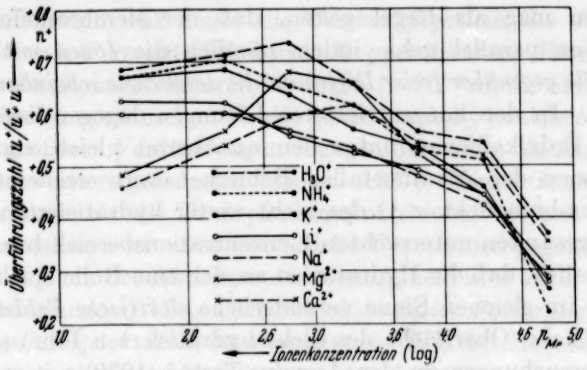

Abb. 24. Scheinbare Überführungszahlen für die Kationen der untersuchten Chloride in der Zellgrenzschicht der *Lepidium*-Keimwurzeln.

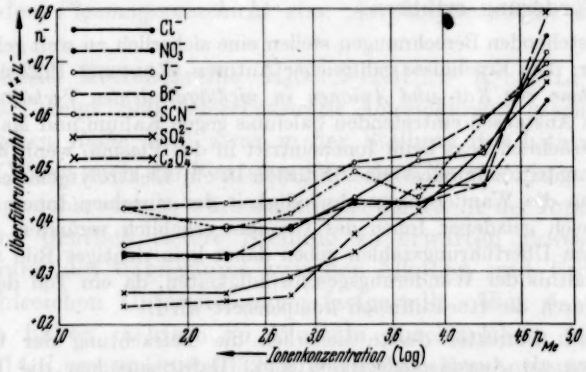

Abb. 25. Scheinbare Überführungszahlen für die Anionen der untersuchten Kaliumsalze in der Zellgrenzschicht der *Lepidium*-Keimwurzeln.

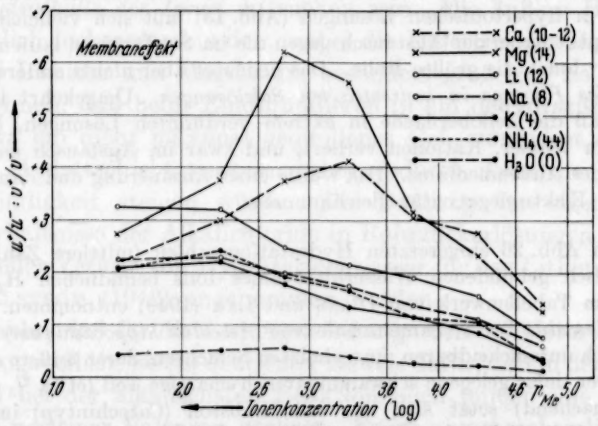

Abb. 26. Konzentrationsabhängigkeit der Membraneffekte der Kationen bei den untersuchten Chloriden. (Erklärungen siehe Text.)

dünnungen mag als Regel gelten, daß der Membraneffekt mit der Hydratation parallel geht, indem nämlich die *Ionen mit der größten Hydrathülle gegenüber freier Diffusion die deutlichste scheinbare Förderung* erfahren[1]. In den konzentrierteren Lösungen dagegen liegen die zweiwertigen Erdalkaliionen unter den annähernd gleich stark hydratisierten Ionen der Alkalimetalle. Bemerkenswert erscheint die Hemmung (Membraneffekt < 1) des nicht weiter hydratisierten H_3O^+-Ions über den gesamten untersuchten Konzentrationsbereich hin. Es ist unwahrscheinlich, daß die Hydratation an sich eine Rolle spielt; wichtiger dürfte die im gleichen Sinne veränderliche *elektrische Feldstärke an der Ionenoberfläche* (Oberfläche des nicht hydratisierten Ions) sein. BRAUNERS Untersuchungen an der *Aesculus*-Testa[2] (1930) zeitigten ein ganz ähnliches Ergebnis wie die vorliegenden Experimente, indem auch hier die am stärksten hydratisierten Ionen in der Membran die deutlichste relative Förderung erfuhren.

Die vorstehenden Berechnungen stellen eine sicherlich zu weit gehende Vereinfachung dar. Die Ergebnisse zahlreicher Autoren (REDFERN 1922 u. a.) erwiesen eine *Aufnahme von Kat- und Anionen in nichtäquivalenten Verhältnissen.* Dabei ließ sich ein Austausch eintretenden Calciums gegen Kalium und Magnesium feststellen. Tatsächlich liegt beim Ioneneintritt in das Plasma, wenn überhaupt ein Diffusionsvorgang, zumindest eine Diffusion in ein Elektrolytgemisch hinein vor. Hierbei kann die Wanderungsgeschwindigkeit der einzelnen Ionen durch Rückdiffusion gleich geladener Ionen des Gewebes erheblich verändert werden. Die HITTORFschen Überführungszahlen geben daher kein richtiges Bild vom tatsächlichen Verhältnis der Wanderungsgeschwindigkeiten, da ein Teil der Diffusionsspannung durch die Rückdiffusion kompensiert wird.

Wesentlich korrekter dürfte sicherlich die Betrachtung der Grenzflächenerscheinungen als *Austauschadsorption* sein. Dafür sprechen die Befunde verschiedener Autoren wie die von HOMÈS (1933), daß die Ionenaufnahme innerhalb eines relativ großen Konzentrationsbereichs durch eine Adsorptionsisotherme beschrieben werden kann. Auch die annähernde Konzentrationsunabhängigkeit der Spannung in hypertonischen Lösungen (Abb. 13) läßt sich vielleicht so deuten. Offenbar spielt dabei der Austausch gegen die im Stoffwechsel laufend neu gebildeten H_3O^+-Ionen die größte Rolle. Das bedeutet aber nichts anderes als die *Absäuerung des Plasmas in konzentrierten Salzlösungen.* Umgekehrt ist damit zu rechnen, daß die Zelloberfläche in extrem verdünnten Lösungen, besonders in destilliertem Wasser, Kationen verliert, und zwar im Austausch gegen Wasserstoffionen des Außenmediums. Das würde einer Ansäuerung und damit einer Abnahme der Elektronegativität gleichkommen.

[1] Die in Abb. 26 eingesetzten Hydratationszahlen (mittlere Zahl der in der elektrostatisch gebundenen Wasserhülle eines Ions befindlichen H_2O-Moleküle) wurden dem Tabellenwerk von D'ANS und LAX (1949) entnommen.

[2] Die *Aesculus*-Testa (Samenschale von *Aesculus hippocastanum*) besteht aus zwei deutlich unterscheidbaren, unverholzten Schichten, deren äußere stark kutinisiert ist. Der tiefer gelegene schwammparenchymartige Teil (etwa $^2/_3$ der Gesamtdicke ausmachend) setzt sich aus mit Gerbstoff (Catechintyp) imprägnierten getüpfelten Zellwänden zusammen, denen unter Umständen noch Reste der gegerbten Protoplasten aufgelagert sind (nach BRAUNER 1930).

Gut bekannt sind uns heute die *Gesetzmäßigkeiten des Ionenumtausches* an den als *Permutite* bekannten Doppelsilikaten. Hier gilt die Regel, daß in den konzentrierteren Lösungen ($> 10^{-2}$ m) die einwertigen Ionen etwas besser austauschen als die gleich stark hydratisierten zweiwertigen. In größeren Verdünnungen dagegen überwiegt die Austauschfähigkeit der zweiwertigen Ionen (JENNY 1927). Diese Gesetzmäßigkeiten gelten auch für die Protoplasmagrenzschicht, wie aus Abb. 26 deutlich zu entnehmen ist. Der wesentliche Unterschied gegenüber den Permutiten beruht in der Abnahme des Membraneffektes unter 1 in den stärksten Verdünnungen. Das bedeutet eine *relative Förderung der Anionen in den niedrigsten Konzentrationsstufen.* Wie bereits ausgeführt, bedeutet eine zunehmende Verdünnung des Außenmediums eine Ansäuerung der Plasmagrenzschicht. Aus der Tatsache, daß die Membran dabei bevorzugt anionenpermeabel wird, darf wohl gefolgert werden, daß wir in der *Plasmagrenzschicht eine Ampholytmembran* zu sehen haben.

Die erhaltene Kationenreihe $H_3O^+ > NH_4^+ > K^+ > Li^+ > Na^+ > Mg^{2+} > Ca^{2+}$ zeigt *zwei bemerkenswerte Abweichungen gegenüber der* HOFMEISTER*schen Reihe*, und zwar in der Stellung des Lithiums und Magnesiums. Wenn auch die Plazierung vor dem Natrium bzw. Calcium statistisch ungesichert ist, so wäre doch nach der Reihe der Ionenbeweglichkeiten eine deutlich tiefere Stellung zu erwarten gewesen. Die Zwischenstellung des Magnesiums zwischen Alkalien und Erdalkalien wurde in zahlreichen Untersuchungen festgestellt. Was das Lithium anbetrifft, so haben mehrere an Wurzeln durchgeführte Meßreihen (PORODKO 1914, LUNDEGÅRDH 1932) zum gleichen Ergebnis wie die vorstehend geschilderten Experimente geführt. Die Erklärung dieser Tatsache dürfte in der von EUCKEN (1948) festgestellten *Existenz einer doppelten Hydrathülle der Ionen* zu suchen sein. Die äußere Hülle ist dabei wesentlich lockerer gebunden, wobei die Differenz der Bindungsfestigkeit bei Lithium und Magnesium besonders groß ist. Es ist also damit zu rechnen, daß beim Eindiffundieren in ein dehydratisierendes Medium, etwa ein nicht maximal gequollenes Gel, zumindest ein Teil der äußeren Hydratschicht verloren geht, wodurch dann die Wanderungsgeschwindigkeit steigen würde. Zur Deutung der eigenartigen Diffusionsverhältnisse der Alkalichloride in Rohrzuckerlösungen war ein solcher partieller Verlust von Hydratationswasser für das Lithium schon von AF HÄLLSTRÖM (1942) angenommen worden.

Die Tatsache, daß für die Ladungstrennung auch die Natur des Anions bedeutungsvoll ist, ist ein deutlicher Beweis dafür, daß in der Grenzschicht auch bei der alkalischsten Reaktion noch immer eine gewisse Menge freier positiver Valenzen vorliegt. Es ist unwahrscheinlich, daß diese auf die durch einen im stark sauren Bereich liegenden isoelektrischen

Punkt ausgezeichneten Phosphatide zurückgehen. Vielmehr dürften diese von Eiweißkationen herrühren. Der zunächst so überraschende Befund einer Zunahme der relativen Kationengeschwindigkeiten (u^+/u^-) nach Abtöten der Plasmahaut durch Trichloressigsäure ließe sich vielleicht durch die Annahme erklären, daß es durch die Eiweißfällung zur Ausschaltung dieser positiven Restvalenzen kommt.

Die Abweichungen der H_3O^+-Kurve von der Kurvenschar der übrigen Kationen, insbesondere die abweichende Lage des Maximums der Überführungszahl, sollen hier nicht weiter analysiert werden. Der Befund SCHULTES (1938), daß *Lepidium*-Wurzelhaare bei einem p_H-Wert von 3,5—3,6 fast augenblicklich platzen, mahnt jedenfalls zu großer Vorsicht bei der Bewertung der in freien Mineralsäuren auftretenden Spannungen.

Ließen sich die an der Keimwurzel gemessenen Spannungen als Folge von ungleichartigen Ionenverteilungen deuten, so bleibt nun noch zu untersuchen, ob auch die „*Elektropolarität*" auf einfache physikalische Gesetzmäßigkeiten zurückgeführt werden kann. LUND versuchte die elektrischen Asymmetrien lebender Gewebekomplexe als *Redoxspannungen* zu deuten, die definiert sind durch die Gleichung

$$\Delta^e p = -\frac{R \cdot T}{2F} \cdot \ln \frac{[Ox]}{[Red]}. \qquad (10)$$

([*Ox*] = Konzentration der oxydierten Komponente, [*Red*] = Konzentration der reduzierten Komponente, übrige Bezeichnungen wie in Gl. (1) S. 614.)

Zweifellos können derartige Spannungen im lebenden Gewebe auftreten, nur lassen sie sich mit den von LUND gebrauchten unpolarisierbaren Elektroden prinzipiell nicht erfassen[1]. Auch die von UMRATH (1934) für die Ladungstrennung an der Protoplasmaoberfläche verantwortlich gemachte Einlagerung von Dipolmolekeln in eine Grenzschicht läßt keine ableitbaren Spannungen zwischen den beiden Phasen entstehen, so daß *Strukturverschiedenheiten eines Oberflächenfilms* an den beiden Meßpunkten nur auf dem Umweg über eine verschieden starke Beeinflussung der Ionenverteilung meßbar werden könnten. Da die *Zusammensetzung der Plasmaoberfläche offenbar von physiologischen Vorgängen beeinflußt* wird — dafür spricht schon die Zunahme des Konzentrationseffektes nach Aufenthalt der Wurzeln in Nährlösungen —, dürfte man berechtigt sein, eine „bioelektrische" Komponente der Polarität anzunehmen. Von einer solchen inneren Polarität wird sich aber eine scheinbare, durch Differenzen der Atmungsintensität an den beiden Meßpunkten bedingte Asymmetrie der Meßanordnung (s. auch S. 608) oft nur schwer unterscheiden lassen.

[1] Für die von der LUNDschen Schule postulierten Zellstrukturen, die als Leiter I. Klasse fungieren sollen, spricht bis heute kein einziger experimenteller Befund. Selbst wenn es eine Elektronenleitung in Eiweißketten geben sollte (SCHMITT 1947), so trifft doch die Voraussetzung, daß diese Strukturen nur in Elektronen-, nicht dagegen gleichzeitig in Ionenaustausch mit dem Medium treten, nicht zu.

Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Pflanze unter Energieaufwand Ionenungleichgewichte schafft und aufrechterhält. Es bleibt aber zu bedenken, daß auch künstliche Membranen, wie die mit dem Vakuumkonzentrat der Dialyseflüssigkeit gefüllten Flüssigkeitsbrücken oder auch Nitrobenzolfilme (Teorell 1936), eine „Elektropolarität" zeigen. Bei einer weiteren Bearbeitung dieses Fragenkomplexes ist jedenfalls auch dieser physikalischen Komponente besondere Aufmerksamkeit zu schenken.

Welche Schlüsse lassen die Meßergebnisse nun auf die *submikroskopische Natur der Protoplasmagrenzschicht* zu? Wenn wir die älteren Anschauungen über die Natur der Plasmamembran betrachten, so steht die Auffassung, daß diese lipoiden Charakter trage (Beutner 1912 u. a.), der unter anderem von der Höberschen Schule (Mond 1924, Deutsch 1925) vertretenen Hypothese gegenüber, wonach das Protoplasma eine Eiweißmembran besitzen soll. Die eigenartigen Permeabilitätsverhältnisse der lebenden Zellen zwangen aber später dazu, eine Beteiligung beider Stoffgruppen anzunehmen; so entstanden die Mosaikmodelle (Nathansohn 1904), die später vielfach durch Membranmodelle ersetzt wurden, in denen für lipoide und eiweißartige Bestandteile eine Schichtenfolge angenommen wurde (Bungenberg de Jong und Bonner 1935, Bungenberg de Jong und Saubert 1937).

Als Beweis für die Beteiligung lipoider Stoffe am Aufbau der plasmatischen Grenzschichten wurde vielfach die bevorzugte Permeation lipoidlöslicher Substanzen gewertet. Die Untersuchungen Hansteen Cranners (1925) erbrachten eine weitere Bestätigung für die Lipoidtheorie durch den *Nachweis, daß Phosphatide aus lebenden Pflanzenzellen in das umgebende Medium auszutreten vermögen.* Ein Oberflächenfilm derartiger Phosphatide dürfte für die Membranwirkung der hochkonzentrierten Dialyseflüssigkeit verantwortlich zu machen sein. Dixon und Bennet-Clark (1930) konnten zahlreiche Eigenschaften der Plasmamembran, insbesondere die antagonistische Ionenwirkung von Alkalien und Erdalkalien auf die Permeabilität, an einer Öl-Wasseremulsion in der Nähe ihres Inversionspunktes[1] wiederfinden.

Die Schule von Bungenberg de Jong faßt heute die *Plasmagrenzschicht als Komplexkoazervat*[2] auf. Dabei wird den *Zwitterionen eines Phosphatidfilms* die Hauptrolle zugeschrieben. Dazwischen werden Anionen angenommen, die Phosphatidsäuren, Fettsäuren (Blinks 1936) oder auch Proteine sein könnten. Der Zusammenhalt des Oberflächenfilms soll dabei durch eingelagerte Sensibilisatormoleküle, z. B. Sterine,

[1] Unter „Inversionspunkt" ist das Konzentrationsverhältnis verstanden, bei dem die beiden Komponenten (Wasser und Öl) ihre Rolle als Dispersionsmittel und disperse Phase vertauschen.

[2] Komplexkoazervate sind nach Bungenberg de Jong Systeme aus zwei entgegengesetzt geladenen Kolloiden, deren elektrostatisch gebundene Hydrathüllen eine Koagulation verhindern.

erhöht werden. Ganz schematisch ergibt sich das Bild der Abb. 27. Dieser Theorie entsprechend hätte das Plasma, ebenso wie ein Phosphatidsoltröpfchen, eine lipoide Oberfläche, was durchaus dem Befund von MUDD und MUDD (1927) entspricht, daß zahlreiche lebende Zellen sich an Öl-Wassergrenzschichten zur Ölphase hin versehieben; sie müssen demnach bevorzugt lipophile Gruppen nach außen kehren.

Sehr wesentlich erscheint in diesem Zusammenhang eine Arbeit von RONA und DEUTSCH (1926), in der die Stabilität von Lezithinsuspensionen bei Zusatz von Alkali- und Erdalkalisalzen untersucht wurde. Während die Alkalisalze nur im sauren Bereich (p_H 1,73—1,75) bei hohen Konzentrationen (> m/4) zur Koagulation führten, flockten die Erdalkalien ziemlich unabhängig von der Wasserstoffionenkonzentration

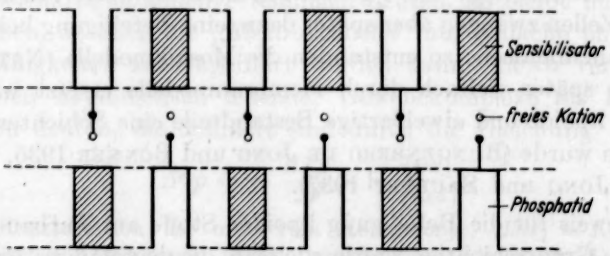

Abb. 27. Schematische Darstellung eines Phosphatid-Zwitterionenfilms (nach BUNGENBERG DE JONG und SAUBERT, verändert).

des Mediums bereits bei Verdünnungen von m/32 bis herunter zu m/64. *Möglicherweise* dürfte man hierin den *Grund für das verschiedene Permeationsverhalten ein- und zweiwertiger Kationen* sehen.

Wie bereits BUNGENBERG DE JONG und SAUBERT (1937) betonten, weist ein Phosphatid-Komplexkoazervat, unabhängig von der Art der an der Komplexbildung beteiligten Anionen, den Charakter eines Permutits auf, auf dessen dem Protoplasma ähnliches Austauschvermögen bereits hingewiesen wurde. Es wäre zweifellos allzu spekulativ, allein aus Messungen elektrischer Spannungen auf die Membranstruktur schließen zu wollen. Berücksichtigt man aber die Ergebnisse der mikrurgischen Forschungen, z. B. die HARVEYschen Messungen (1931) der Grenzflächentensionen an Protoplasten, so darf man wohl den Schluß ziehen, daß die Annahme einer rein lipoiden Grenzschicht nicht allen Tatsachen gerecht wird, sondern daß man die *Beteiligung von Proteinen an der Filmbildung* postulieren muß (DANIELLI und HARVEY 1935). Damit würden auch die Erfahrungen, die von zahlreichen Forschern über die Intrabilität und Permeabilität von Anelektrolyten gesammelt wurden, vereinbar sein.

Zum Schluß sei noch eine Untersuchung von BUNGENBERG DE JONG und WESTERKAMP (1937) erwähnt, in welcher der *Konzentrationseffekt an Komplexkoazervatketten* gemessen wurde. Verwendet wurde ein Koazervat

aus positiver Gelatine und negativer Nukleinsäure, das bei einem p_H-Wert von 3,80 eine negative Gesamtladung zeigte. Tatsächlich ergibt ein Vergleich der gemessenen Kationenkonzentrationseffekte mit den an der *Lepidium*-Wurzel erhaltenen Werten, abgesehen von der

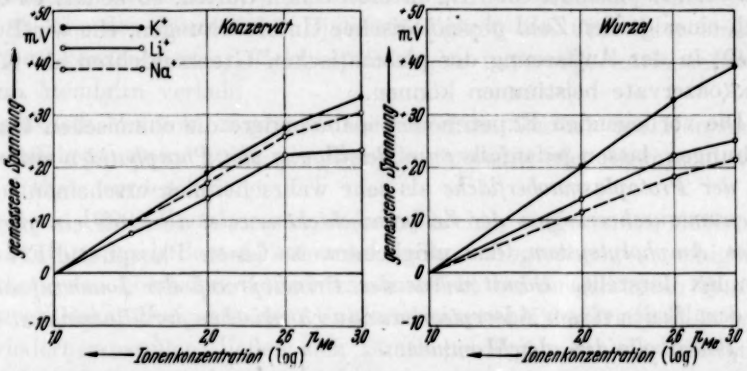

Abb. 28. Vergleich einiger an Koazervatketten erhaltener Kationenkonzentrationseffekte (nach BUNGENBERG DE JONG und WESTERKAMP) mit den an der *Lepidium*-Keimwurzel gemessenen Werten. (Mittelwerte sämtlicher Meßreihen.)

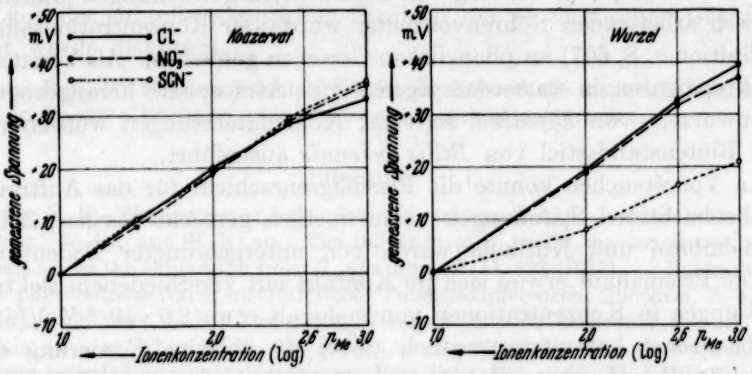

Abb. 29. Vergleich einiger an Koazervatketten erhaltener Anionenkonzentrationseffekte (nach BUNGENBERG DE JONG und WESTERKAMP) mit den an der *Lepidium*-Keimwurzel gemessenen Werten. (Mittelwerte sämtlicher Meßreihen.)

Lithiumanomalie, eine erstaunliche Übereinstimmung (Abb. 28). Eine wesentliche Abweichung dagegen läßt die Reihe der Anionenkonzentrationseffekte erkennen (Abb. 29). Die Reihenfolge der erst in schwächeren Konzentrationen deutlich ausbündelnden Kurven ist bei dem Modell der an der lebenden Wurzel beobachteten genau entgegengesetzt.

Den untersuchten Gelatine-Nukleinsäurekomplex können wir daher nicht als glückliches Modell der Plasmagrenzschicht ansehen. Dabei ist natürlich nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß nicht vielleicht

permutoide Phosphatid-Eiweißkomplexkoazervate die Verhältnisse an der Zelloberfläche prinzipiell richtig wiedergeben können. Wenn wir auch in einem solchen System die uns heute vielleicht am besten befriedigende Annäherung an die nach den verschiedensten Methoden erschlossenen plasmatischen Strukturen sehen dürfen, so bedarf es doch noch einer großen Zahl physiologischer Untersuchungen, ehe wir BOOIJ (1940) in der Auffassung der plasmatischen Grenzschichten als Komplexkoazervate beistimmen können.

Die vorliegenden Experimente, insbesondere die chemischen Untersuchungen, lassen jedenfalls eine *Beteiligung von Phosphatiden am Aufbau der Protoplasmaoberfläche* als sehr wahrscheinlich erscheinen. *Das Ionenumtauschvermögen der Zellgrenzschicht erweist diese als ein permutoides Ampholytsystem*, das möglicherweise einen Phosphatid-Eiweißkomplex darstellt. *Damit würde der Primärprozeß der Ionenaufnahme aus dem Boden einem Adsorptionsaustausch zwischen der Plasmahaut und den Bodenkolloiden gleichkommen.*

Zusammenfassung.

Mit einem zur Vermeidung von Polarisationserscheinungen praktisch statisch arbeitenden Röhrenvoltmeter wurde der Konzentrationseffekt (Definition s. S. 607) an pflanzlichen Geweben gemessen. Als Versuchsobjekte dienten in wasserdampfgesättigter Atmosphäre herangezogene Keimwurzeln von *Lepidium sativum*; Kontrollmessungen wurden mit dem Blütenstandsstiel von *Bellis perennis* ausgeführt.

In Vorversuchen konnte die Plasmagrenzschicht für das Auftreten der beobachteten Spannungen verantwortlich gemacht werden; Zellulosemembran und Kutikula waren von untergeordneter Bedeutung.

Die Plasmahaut erwies sich im Kontakt mit verschiedenen Elektrolytlösungen in Konzentrationen von mehr als etwa $2{,}5 \cdot 10^{-5}$ Mol/Liter als bevorzugt kationenpermeabel, wobei die relative Förderung der Kationen (Zunahme des Quotienten u^+/u^-) der elektrischen Feldstärke an der Oberfläche der nicht hydratisierten Ionen parallel lief. Die Wanderungsgeschwindigkeiten der Kationen innerhalb der Membran nahmen in der Reihenfolge

$$H_3O^+ > NH_4^+,\ K^+ > Li^+,\ Na^+ > Mg^{2+},\ Ca^{2+}$$ ab.

Bei Benetzung mit hochverdünnten Salzlösungen ($c \leq 10^{-5}$ Mol/Liter) konnte eine bevorzugte Anionenpermeabilität der Zellen festgestellt werden. Die Differenzen der Wanderungsgeschwindigkeiten der Anionen waren aber in konzentrierteren Lösungen ($c > 10^{-3}$ Mol/Liter) nur sehr undeutlich ausgeprägt, so daß die Ionenreihe

$$(COO)_2^{2-} > SO_4^{2-} > Cl^- > NO_3 > J^- > SCN^- > Br^-$$

in ihrem Verlauf statistisch nicht zu sichern war.

Im Kontakt mit destilliertem Wasser schieden die Wurzeln mindestens zwei Stoffe ab, deren einer sich als phosphatidartig herausstellte; die zweite Substanz zeigte Farbstoffcharakter. Durch diese Dialyse sank einerseits die Höhe der mit KCl-Lösungen erzielbaren Konzentrationseffekte ab, andererseits reicherte sich im Außenmedium ein Faktor X an, der Filmen der Dialyseflüssigkeit den Charakter einer gegenüber konzentrierten Elektrolytlösungen bevorzugt kationenpermeablen Membran verlieh.

Abgetötete Wurzeln zeigten nur dann einen Verlust des Konzentrationseffektes, wenn auch die Lipoidkomponente der Grenzschicht ausgeschaltet worden war.

Die rund 10000 Einzelmessungen wurden einer eingehenden statistischen Prüfung nach dem t-Test unterworfen. Abgesehen von einigen Versuchen, den normalen Konzentrationseffekt bei ausgelaugten Wurzeln durch Behandlung mit dem Vakuumkonzentrat der Dialyseflüssigkeit wiederherzustellen, ließen sich sämtliche Ergebnisse der Hauptversuche statistisch eindeutig sichern.

Die Bedeutung der vorliegenden Resultate für unsere Auffassung von der Entstehung elektrischer Spannungen an lebenden Geweben sowie von der submikroskopischen Struktur der plasmatischen Grenzschicht wurde diskutiert.

Herrn Prof. Dr. Harder möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank für die stete Förderung der vorstehenden Arbeit aussprechen.

Literatur.

Adam, N. K.: The physics and chemistry of surfaces, 3. Aufl. London 1941. — Amberson, W. R., and H. Klein: The influence of p_H upon the concentration potentials across the skin of the frog. J. gen. Physiol. **11**, 823 (1928). — Beutner, R.: Die physikalische Natur bioelektrischer Potentialdifferenzen. Biochem. Z. **47**, 73 (1912). — Blinks, L. R.: The effects of current flow on bioelectric potential. I. Valonia. J. gen. Physiol. **19**, 633 (1936). — Booij, H. L.: The protoplasmic membrane regarded as a complex system. Rec. Trav. bot. néerl. **37**, 1 (1940). — Brauner, L.: Untersuchungen über die Elektrolyt-Permeabilität einer leblosen natürlichen Membran. Jb. Bot. **73**, 513 (1930). — Brauner, L., u. H. U. Amlong: Zur Theorie des Geoelektrischen Effekts. Protoplasma (Berl.) **20**, 279 (1934). — Bungenberg de Jong, H. G., and J. Bonner: Phosphatide auto-complex coacervates as ionic systems and their relation to the protoplasmic membrane. Proc. roy. Acad. Amsterd. **38**, 797 (1935). — Bungenberg de Jong, H. G., and G. G. P. Saubert: Phosphatide auto-complex coacervates as ionic systems and their relation to the protoplasmic membrane II. Proc. roy. Acad. Amsterd. **40**, 295 (1937). — Bungenberg de Jong, H. G., u. R. F. Westerkamp: Kolloidmodelle zur Illustration biologischer Vorgänge. IV. Der Konzentrationseffekt bei Koazervatketten. Protoplasma (Berl.) **27**, 32 (1937). — Cumming, A. C., u. R. Abegg: Zur Eliminierung der Flüssigkeitspotentiale. Z. Elektrochem. **13**, 17 (1907). — Danielli, J. F.: Concentration of ions at interfaces. In Surface chemistry. London 1949. Danielli, J. F., and E. N. Harvey: The tension at the surface of mackerel egg oil, with remarks on the nature of the cell surface. J. cellul. a. comp. Physiol. **5**,

483 (1935). — D'ANS, J., u. E. LAX: Taschenbuch für Chemiker und Physiker, 2. Aufl. Berlin 1949. — DEUTSCH, W.: Untersuchungen zur Theorie der bioelektrischen Ströme. Pflügers Arch. **209**, 675 (1925). — DIMROTH, K.: Beziehungen zwischen den Absorptionsspektren im Ultraviolett und der Konstitution organischer Verbindungen. Angew. Chem. **52**, 545 (1939). — DIXON, H. H., and T. A. BENNET-CLARK: Electrical properties of oil-water emulsions with special reference to the structure of the plasmatic membrane. Notes Bot. School of Trinity Coll. Dublin **4**, 125 (1930). — DONNAN, F. G.: Theorie der Membrangleichgewichte und Membranpotentiale bei Vorhandensein von nicht dialysierenden Elektrolyten. Z. Elektrochem. **17**, 572 (1911). — DRAWERT, H.: Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta (Berl.) **26**, 391 (1937). — ETTISCH, G.: Elektrometrie. In T. PÉTERFI, Methodik der Wissenschaftlichen Biologie, Bd. II. Berlin 1928. — EUCKEN, A.: Grundriß der Physikalischen Chemie, 4. Aufl. Leipzig 1934. — Lehrbuch der Chemischen Physik, 2. Aufl., Bd. II. Leipzig 1944. — Ionenhydrate in wäßriger Lösung. Z. Elektrochem. **51**, 6 (1948). — FUJITA, A.: Untersuchungen über elektrische Erscheinungen und Ionendurchlässigkeit von Membranen. I. Die Potentialdifferenz an der Apfelschale. Biochem. Z. **158**, 11 (1925). — GELFAN, S.: A bioelectric potential. Science (Lancaster, Pa.) **67**, 589 (1928). — DE GROOT, G. J., and J. B. THOMAS: On the bioelectric potentials of the motile leaf pulvini in *Phaseolus multiflorus*. Proc. roy. Acad. Amsterd. **41**, 403 (1938). — HAAKE, O.: Ueber die Ursachen electrischer Ströme in Pflanzen. Flora (Jena) **75**, 455 (1892). — HÄLLSTRÖM, M. AF: Über die Diffusion des Kalium-, Natrium- und Lithiumchlorids in Rohrzuckerlösung. Ann. Acad. Sci. Fennicae A **2**, 1 (1942). — HANSTEEN CRANNER, B.: Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norg. Landsbrukheiskole Kristiania **2**, 1 (1922). — HARVEY, E. N.: A determination of the tension at the surface of eggs of the annelid, *Chaetopterus*. Biol. Bull. **60**, 65 (1931). — HÖBER, R.: Über den Einfluß der Salze auf den Ruhestrom des Froschmuskels. Pflügers Arch. **106**, 599 (1905). — HOM S, M. V.: La pénétration des chlorures dans les cellules de la racine charnue du Navet, *Brassica campestris L. rapifera* Metzg. Protoplasma (Berl.) **18**, 161 (1933). — JENNY, H.: Kationen- und Anionenumtausch an Permutitgrenzflächen. Kolloid-Beih. **23**, 428 (1927). — JOST, L.: Über Potentialdifferenzen am Apfel. Biochem. Z. **175**, 400 (1927). — Elektrische Potentialdifferenzen an der Einzelzelle. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss.-Kl. **1927** b, 13. — KLEIN, G., M. KRISCH, G. POLLAUF u. G. SOOS: Zum mikrochemischen Nachweis der Betaine in der Pflanze. Österr. bot. Z. **80**, 273 (1931). — KLIMEK, R.: Adenylsäure und Adenin-nucleotid. II. Biochem. Z. **262**, 1 (1933). — KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, 2. Aufl. Dresden u. Leipzig 1943. — KÜMMEL, K.: Elektrische Potentialdifferenzen an Pflanzen. Planta (Berl.) **9**, 564 (1929). — KUNKEL, A.: Ueber elektromotorische Wirkungen an unverletzten Pflanzentheilen. Arb. Bot. Inst. Würzburg **2**, 1 (1878). — LOEB, J., u. R. BEUTNER: Über die Potentialdifferenzen an der unversehrten und verletzten Oberfläche pflanzlicher und tierischer Organe. Biochem. Z. **41**, 1 (1912). — LUND, E. J.: Relation between continuous bio-electric currents and cell respiration. II. A theory of continuous bioelectric currents and electric polarity of cells. J. of exper. Zool. **51**, 265 (1928). LUNDEGÅRDH, H.: Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Jena 1932. — Ionenkonzentration und Ionenaustausch in der Grenzfläche Protoplasma : Lösung. Biochem. Z. **298**, 51 (1938). — Untersuchungen über das chemisch-physikalische Verhalten der Oberfläche lebender Zellen. Protoplasma (Berl.) **35**, 548 (1941). — LUNDEGÅRDH, H., and G. STENLID: Physico-chemical properties of the surface of growing plant cells. Nature (Lond.) **153**, 618 (1944). — MARINESCO, N.: Force électromotrice de filtration produite par les courants de sève. Fonctionnement de

plantes en détecteur. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 682 (1931). — MARSH, G.: Kinetics of an intracellular system for respiration and bioelectric potential at flux equilibrium. Plant Physiology **10**, 681 (1935). — MICHAELIS, L.: Die Permeabilität von Membranen. Naturwiss. **14**, 33 (1926). — Die getrocknete Kollodiummembran. Kolloid-Z. **62**, 2 (1933). — MISLOWITZER, E.: Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration in Flüssigkeiten. Berlin 1928. — MOND, R.: Untersuchungen zur Theorie der Entstehung bioelektrischer Ströme. Pflügers Arch. **203**, 247 (1924). — MUDD, S., u. E. B. H. MUDD: Untersuchungen über die Zusammensetzung der Zellmembran auf Grund einer neuen Methode zur Bestimmung der Oberflächenspannung. Biochem. Z. **186**, 378 (1927). — NATHANSOHN, A.: Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnahme. Jb. Bot. **40**, 403 (1904). — OSTERHOUT, W. J. V.: Some aspects of bioelectric phenomena. J. gen. Physiol. **11**, 83 (1928). — Some bioelectric problems Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **35**, 548 (1949). — OSTERHOUT, W. J. V., and S. E. HILL: Anesthesia produced by distilled water. J. gen. Physiol. **17**, 87 (1934). — Reversible loss of the potassium effect in distilled water. J. gen. Physiol. **17**, 105 (1934b). — OSTWALD, WI.: Elektrische Eigenschaften halbdurchlässiger Scheidewände. Z. physik. Chem. **6**, 71 (1890). — PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — PORODKO, T. M.: Vergleichende Untersuchungen über die Tropismen. VI. Der relative chemotrope Wirkungswert von Alkali- und Erdalkalisalzen für Keimwurzeln von *Lupinus albus*. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**, 25 (1914). — REDFERN, G. M.: On the absorption of ions by the roots of living plants I. The absorption of the ions of calcium chloride by pea and maize. Ann. of Bot. **36**, 167 (1922). — RONA, P., u. W. DEUTSCH: Untersuchungen über Cholesterin- und Lecithinsuspensionen. Biochem. Z. **171**, 89 (1926). — SCHMITT, W.: Hypothese über ein Elektronen- und Energieleitungssystem in Eiweißmolekülen. Z. Naturforschg **2b**, 98 (1947). — SCHULTE, E.: Untersuchungen über das Auftreten von anomaler (negativer) Osmose im Pflanzenkörper. Protoplasma (Berl.) **29**, 60 (1938). — TEORELL, T.: Electric changes in interfacial films. Nature (Lond.) **137**, 994 (1936). — UMRATH, K.: Der Einfluß der Temperatur auf das elektrische Potential, den Aktionsstrom und die Protoplasmaströmung bei *Nitella mucronata*. Protoplasma (Berl.) **21**, 329 (1934). WALLER, A. D.: The electric effects of light upon green leaves. Proc. roy. Soc. Lond. **67**, 129 (1900). — WALLER, J. C.: Plant electricity I. Photo-electric currents associated with the activity of chlorophyll in plants. Ann. of Bot. **39**, 515 (1925). Plant electricity II. Towards an interpretation of the photoelectric currents of leaves. New Phytologist **28**, 291 (1929). — WINTERSTEIN, A., u. F. SOMLÓ: Purine, Pyrimidine und verwandte Verbindungen. In G. KLEIN, Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. IV, S. 362. Wien 1933. — YAMAGUTI, Y.: Über elektrische Potentialveränderungen an periodisch sich bewegenden Primärblättern von *Canavalia ensiformis*. Botanic. Mag. (Tokyo) **46**, 216 (1932).

Planta, Bd. 38, S. 648—682 (1951).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Köln.

ZUR FRAGE DER WUCHSSTOFFINAKTIVIERUNG IM MAISSCUTELLUM*.

Von

B. TEGETHOFF.

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. September 1950.)

A. Einleitung.

Das Vorkommen eines reversibel inaktiven Wuchsstoffes (iWS) wurde von POHL (1936) auf Grund seiner Versuche an *Avena*-Koleoptilen postuliert. Da die Wuchsstoffabgabe der Koleoptilspitze sich vom Wuchsstoffgehalt des Endosperms abhängig erwies, konnte diese Abgabe eines aktiven Wuchsstoffes (WS) nicht in einer Neubildung, sondern nur in der Aktivierung eines iWS bestehen. Der aktive WS des Endosperms wird auf seinem Weg in die Koleoptile an irgendeiner Stelle in eine inaktive, akropetal transportable Form überführt.

Voss (1939) erkannte das Scutellum als den Ort dieser Inaktivierung. Außerdem machte er uns mit einem im Scutellum vorliegenden Hemmstoff (HS) bekannt, den er als WS-Antagonisten bezeichnet.

1948 versuchten FUNKE und SÖDING auf Grund ihrer eigenen Experimente und der von RAADTS (1948) das Problem der WS-Inaktivierung zu lösen, indem sie für die höhere Pflanze ein Auxin-Antiauxinsystem fordern, wobei das Antiauxin als eine reversible Oxydationsstufe des Auxins aufgefaßt wird. Auxin und Antiauxin sollen sich in der Pflanze leicht ineinander überführen lassen.

Eine Auxinaktivierung auf oxydativem Wege fordern auch HEMBERG (1947) für die Kartoffelknolle und LARSEN (1944 und 1947) für etiolierte Erbsenkeimlinge. Sie erkannten 3-Indolylessigsäure (IES) als ein Oxydationsprodukt des 3-Indolylacetaldehyds, den sie als einen neutralen WS in den von ihnen untersuchten Pflanzen nachwiesen. Wie die Verfasser in ihren Arbeiten zeigen, geht der 3-Indolylacetaldehyd unter der Einwirkung von Sauerstoff leicht in WS über.

WILDMAN, FERRI und BONNER (1947) stellten bei Versuchen an grünen Spinatblättern fest, daß diese befähigt sind, das für das Streckungswachstum unwirksame Tryptophan zu WS, nämlich IES abzubauen, wobei als Zwischenstufe die Indolylbrenztraubensäure auf-

* Dissertation der Philosophischen Fakultät zu Köln. D 38.

tritt. Dabei erfolgt der Übergang vom Tryptophan zur Indolylbrenztraubensäure durch eine oxydative Desaminierung, der von der Indolylbrenztraubensäure zur IES durch eine oxydative Decarboxylierung. Auch hier wird ein oxydativer Vorgang für die WS-Aktivierung verantwortlich gemacht.

Eine weitere Version der WS-Aktivierung entwickeln THIMANN und Mitarbeiter (1942), SKOOG und Mitarbeiter (1942), VAN OVERBEEK (1944) und WILDMAN und GORDON (1942). Sie sehen die WS-Aktivierung als einen Vorgang an, bei dem unter Einwirkung von Enzymen auf einen an Eiweiß gebundenen WS (bound auxin) WS in Freiheit gesetzt wird. Einen solchen an Protein gebundenen WS, wie ihn SKOOG (1942) für *Ulva lactuca*, Tomaten- und Tabakblätter gefordert hatte, entdeckt MOEWUS (1948) bei seinen Untersuchungen an der Kartoffelknolle.

Die folgenden Ausführungen gehen dem Postulat des reversibel iWS nach. Sie befassen sich mit den Vorgängen der WS-Inaktivierung bei Gramineen unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei *Zea Mays*. Es gilt dabei insbesondere, die Frage nach einer möglichen Beteiligung des HS des Scutellums an der WS-Inaktivierung zu überprüfen. Dazu muß der HS möglichst rein aus dem Maisscutellum gewonnen und auf seine Eigenschaften hin untersucht werden. Ferner ist sein Verhalten gegenüber dem Endosperm-WS zu prüfen. Als Arbeitshypothese wurde dabei folgende Vorstellung von den Vorgängen der WS-Inaktivierung im Maisscutellum entwickelt: Es wurde angenommen, daß der iWS der Gramineen dem „bound auxin" gleichkommt, wobei der HS als ein Eiweiß gedacht wurde, das befähigt ist, den aus dem Endosperm aufsteigenden WS — durch eine Amidbindung etwa — an sich zu ketten und ihn dadurch zu inaktivieren. Eine Reaktivierung, derzufolge der WS wieder vom HS getrennt würde, könnte unter Einwirkung proteolytischer Enzyme in der Koleoptilspitze vonstatten gehen. Um eine so gedachte WS-Inaktivierung im Scutellum durch das Experiment zu beweisen, wäre zu prüfen, ob sie sich in vitro durchführen läßt. Dazu wäre zunächst der HS des Scutellums in möglichst reiner und konzentrierter Form darzustellen, anschließend sein Verhältnis zum WS festzustellen, indem man ihn der Einwirkung der IES als WS aussetzt.

Für den Nachweis einer in vitro erfolgten WS-Inaktivierung müßte der Kressetest nach MOEWUS (1948) geeignet sein, da er den WS wie den HS gleicherweise quantitativ anzeigen soll. Liegt nach den Angaben von MOEWUS ein HS vor, der unabhängig vom WS das Wachstum der Kressewurzeln hemmt, so addieren sich bei gleichzeitiger Zugabe von WS zu den Kressewurzeln HS und WS in ihrer Wirkung. Ein solches additives Verhalten von HS und WS wäre jedoch nicht zu erwarten, wenn der HS den WS inaktiviert, d. h. seine Wirkung aufhebt.

B. Versuchs- und Testmethodik.

Zur Analyse des für die Gramineenkoleoptile postulierten reversibel inaktiven WS wurde *Zea Mays* als Versuchsobjekt gewählt.

Zea Mays erschien auf Grund seiner Korngröße und der damit verbundenen Ergiebigkeit in bezug auf die zu extrahierenden Stoffe HS, WS und iWS besonders geeignet. Seine großen Scutellen ließen sich aus trockenen und aus gequollenen Karyopsen gleicherweise leicht herauspräparieren. Sie wurden zur Gewinnung von HS in zerkleinerter Form einerseits mit Wasser und organischen Lösungsmitteln (Äthylalkohol, Chloroform und Äther), andererseits durch Kataphorese zur Trennung von WS und HS, um so den HS in besonders reiner Form darzustellen, extrahiert. Eine Isolierung des HS aus Maisscutellen nach der auf Diffusion beruhenden WENTschen Agarabfangmethode entfiel, da mit ihr im wesentlichen nur der gerichtet wandernde freie WS gewonnen werden kann. Die Extraktion des HS aus dem Scutellum mittels Wassers oder organischer Lösungsmittel erfolgte nach der MULTI-SOLVENT-Methode (AVERY, BERGER, SHALUCHA 1941). In anfänglichen Versuchen verwandten wir als Lösungsmittel Wasser, Alkohol, Äther und Chloroform, später beschränkten wir uns auf Alkoholauszüge der Scutellen, da der Alkohol den weitaus größten Teil des im Scutellum vorkommenden HS und iWS löst. Die Filtrate wurden durch Destillation auf dem Wasserbad von den organischen Lösungsmitteln befreit und die Rückstände mit Aqua bidest. aufgenommen. Um ein einheitliches Maß für alle Versuche zu haben, wurden die erhaltenen Rückstände mit je 14 cm³ Aqua bidest. aufgenommen, wenn der Extraktion 2 g Scutellentrockengewicht als Ausgangsmaterial zugrunde lagen. Durch Ausschütteln mit Petroläther wurden die so erhaltenen wäßrigen Lösungen entfettet.

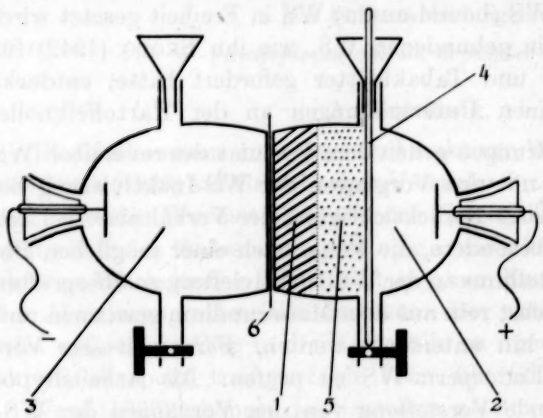

Abb. 1. Schematische Darstellung der Kataphoreseapparatur. *1* Scutellumbrei; *2, 3* Aqua bidest.; *4* Glasstab zum Festhalten der Watte (= *5*); *6* Ultrafeinstfilter.

Die Scutellumextraktion mittels Kataphorese (Bau[1] der Apparatur s. Abb. 1) erfolgte in der Weise, daß von den beiden Kataphoresekammern, die durch ein Ultrafeinstfilter, undurchlässig für Kongorot (von der Membranfilter GmbH, Göttingen), getrennt waren, der Anodenraum mit gut angefeuchtetem Scutellumbrei gefüllt wurde, während der Kathodenraum 25—30 cm³ Aqua bidest. enthielt, das durch einen Tropfen 0,5 mol HCl auf p_H 5 angesäuert wurde. Dann wurde für 6—8 Std eine Spannung von 4 V angelegt, die eine Stromstärke von

[1] Die Apparatur wurde von Priv.-Dozent Dr. R. POHL geschaffen und mir für die Durchführung der Versuche freundlicherweise zur Verfügung gestellt, wofür ihm bestens gedankt sei.

0,3 mA zu Beginn der Kataphorese bis zu 0,6—0,65 mA gegen Ende ergab.

Die Extraktionsmethode mittels Kataphorese diente insbesondere der HS-Gewinnung, da nach den Ergebnissen von POHL 1936 (24) auf diese Weise eine Trennung von WS und HS zu erwarten war; denn POHL hatte nachgewiesen, daß der WS im elektrischen Feld zur Anode wandert, d. h. eine negative Ladung trägt. Unter der Annahme einer gegensinnigen, d. h. einer elektropositiven Ladung für den HS erwarteten wir dessen Anreicherung an der Kathode. Die folgenden Versuche bestätigten diese Annahme.

Die Scutellen, die den verschiedenen Extraktionsarten unterzogen wurden, waren zumeist zur leichteren Isolierung vom Endosperm 24 Std vorgequollen. Die Quellung der Maiskörner erfolgte im Filtrierpapierkeimbett bei 25° C im Dunkeln.

Als biologischer Test auf das Vorhandensein von HS bzw. WS in den zu prüfenden Lösungen wurde der Kressetest nach MOEWUS (1948/49) angewandt. Zu diesem Test stellte MOEWUS eine Standardkurve für IES als WS auf, die er seinen WS-Bestimmungen bei Samen und Früchten zugrunde legt. Wir haben ebenfalls versucht, mit unserem Saatgut eine derartige Standardkurve aufzustellen. Tabelle 1 enthält die Werte, deren Durchschnitt die in Abb. 2 dargestellte Standardkurve für unser Saatgut ergibt. Die Tabelle stellt die Wachstumswerte von

Tabelle 1. *Ein Vergleich verschiedener Kresseteste mit IES bekannter Konzentration.* F = 1,75.

Test-Nr.	Wachstumshemmung (—) bzw. Wachstumsförderung (+) der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen einer WS-Konzentration von				
	10^{-6} mol $F \cdot 10^{-7}$ g/cm³	10^{-7} mol $F \cdot 10^{-8}$ g/cm³	10^{-8} mol $F \cdot 10^{-9}$ g/cm³	10^{-9} mol $F \cdot 10^{-10}$ g/cm³	10^{-12} mol $F \cdot 10^{-13}$ g/cm³
1	—32,6	—11,3	+20,0	+12,0	±0,0
2	—30,6	—11,2	+19,4	+12,5	±0,0
3	—32,8	—13,4	+20,8	+12,0	±0,0
4	—32,3	—18,3	+23,2	+12,0	±0,0
5	—35,9	—11,7	+19,6	+11,2	±0,0
6	—33,3	—12,8	+20,5	+11,5	±0,0
7	—31,1	—12,6	+20,0	+13,9	±0,0
8	—31,8	—12,6	+20,0	+12,6	±0,0
Durchschnitt	—32,5	—12,9	+20,4	+12,2	±0,0
Werte nach MOEWUS zum Vergleich	—60,0	—20,0	±0,0	+18,0	+12,0

Die Werte sind in Prozent errechnet, bezogen auf die in Wasser wachsenden Kontrollen. Die Vergleichswerte nach MOEWUS wurden einer graphischen Darstellung entnommen.

8 Testen mit bekannter IES-Konzentration zusammen. Die von MOEWUS für seine Standardkurve erhaltenen Werte haben wir zum Vergleich in der Tabelle 1 mitangeführt. Da MOEWUS die IES-Konzentrationen in g/cm³ berechnete, wir dagegen mit verschieden molaren Lösungen arbeiteten, erforderte der Vergleich der Werte eine Umrechnung zwecks Anpassung der Konzentrationen. Sie ergab beispielsweise für 10^{-1} mol $= 1{,}75 \cdot 10^{-2}$ g/cm³. Wie die Werte, die miteinander verglichen werden, zeigen, differieren die beiden Kurven in der Erreichung des maximalen

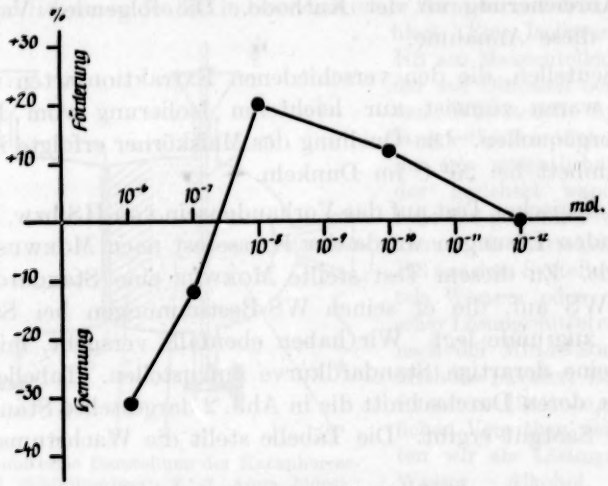

Abb. 2. 3-Indolylessigsäure „Standardkurve".

Förderungswertes. Dies dürfte auf Verschiedenheit im Saatgut zurückzuführen sein.

Die Tabelle 2 gibt 3 Teste wieder, deren maximaler Förderungsbereich um eine Zehnerpotenz verschoben ist. Diese mögliche Schwankung innerhalb eines Saatgutes, mit dem im Verlauf eines Jahres getestet wurde, trotz Konstanz der Außenbedingungen, mahnte uns zur Vorsicht, so daß wir bei allen Versuchen, bei denen das Testergebnis mit den Werten, die IES ergab, zu vergleichen war, diese zur Kontrolle mittesteten.

Tabelle 2. *Beobachtete Schwankung des Kressewurzeltestes.*

Test-Nr.	Wachstumshemmung (—) bzw. Wachstumsförderung (+) der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen einer WS-Konzentration von				
	10^{-7} mol	10^{-8} mol	10^{-9} mol	10^{-10} mol	10^{-12} mol
1	—20,5	±0,0	+23,8	±0,0	±0,0
2	—24,6	±0,0	+15,5	±0,0	±0,0
3	—17,0	±0,0	+18,3	±0,0	±0,0

Die Werte sind wie in Tabelle 1 errechnet worden.

Um eine Anschauung von der Streuungsbreite des Kressewurzeltestes zu haben, bestimmten wir aus der Gesamtheit aller Werte, die den 8 gleichwertigen, in Tabelle 1 aufgeführten Versuchen zugrunde liegen, je Konzentrationsbereich den mittleren Fehler nach der Formel von Gauss. Dabei ergab sich eine Streuung von:

± 0,790% für den Konzentrationsbereich von 10^{-6} mol
± 0,661% „ „ „ „ 10^{-7} mol
± 0,553% „ „ „ „ 10^{-8} mol
± 0,610% „ „ „ „ 10^{-10} mol
± 0,550% „ „ „ „ 10^{-12} mol
± 0,630% „ die Wasserkontrollen.

Betrachten wir hingegen die bedeutend kleinere Anzahl Werte eines einzelnen Testes, dann finden wir, daß die Streuung um 3—5% beträgt.

Der Test wurde mit einer *Lepidium sativum*-Sorte der Ernte 1948, die sich nach mehreren mit ihr durchgeführten Proben als für ihn geeignet erwiesen hatte, durchgeführt. Die Hemmung bzw. Förderung des Wurzelwachstums auf den mit Prüflösung gefüllten Schalen im Vergleich mit dem auf der Aqua bidest. enthaltenden Kontrollschale wurde in Prozent ausgedrückt (die Wasserwerte gleich 100 gesetzt!) und so als +- bzw. —-Werte in Tabellen aufgeführt oder graphisch dargestellt.

Die statistische Sicherung der in der Arbeit aufgeführten Werte wurde mit Hilfe der Varianzanalyse nach Fisher unter Benutzung der *t*-Tafel von Pätau (1943) nach dessen Angaben vorgenommen. Als statistisch gesichert betrachteten wir bei t Freiheitsgraden $P \leq 0{,}1$ wie es Moewus (1948/49) für den Kressetest fordert.

C. Versuchsergebnisse.

I. Vorversuche zur Erfassung der im Maisscutellum vorkommenden bekannten Wirkstoffe mit Hilfe des Kressetestes.

Die Wirkstoffe des Maisscutellums waren von Voss (1939) mit Hilfe eines besonderen Testes als HS, aktiver WS und iWS identifiziert worden. Die Methode von Voss war die folgende: Er extrahierte die Scutellen mittels organischer Lösungsmittel, zerrieb die gewonnenen Extrakte mit Wollfett und setzte sie als kleine Pastenhauben auf frisch dekapitierte, vom Korn isolierte *Avena*-Koleoptilen. Aus den Zuwachswerten der Koleoptilen schloß er auf die oben genannten Wirkstoffe. Dabei setzte er voraus, daß einmal alle 3 Wirkstoffe gleich schnell in die Koleoptile eindiffundieren, zum andern fordert er, daß die Regeneration der physiologischen Spitze durch sie nicht oder in der gleichen Weise beeinflußt wird. Diese beiden Voraussetzungen, besonders die des gleich schnellen Eindiffundierens verschiedener Stoffe in die Koleoptile können aber nicht angenommen werden.

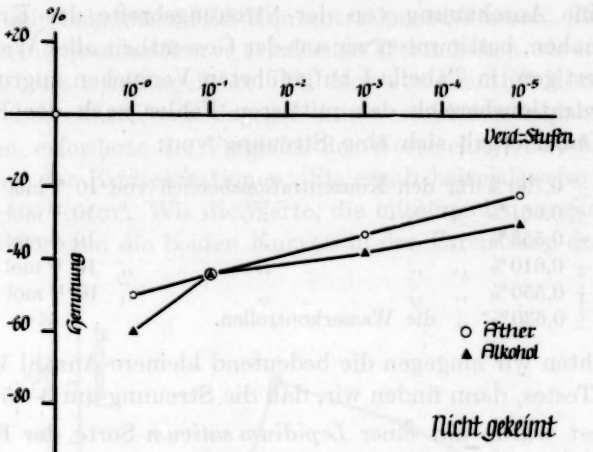

Abb. 3.

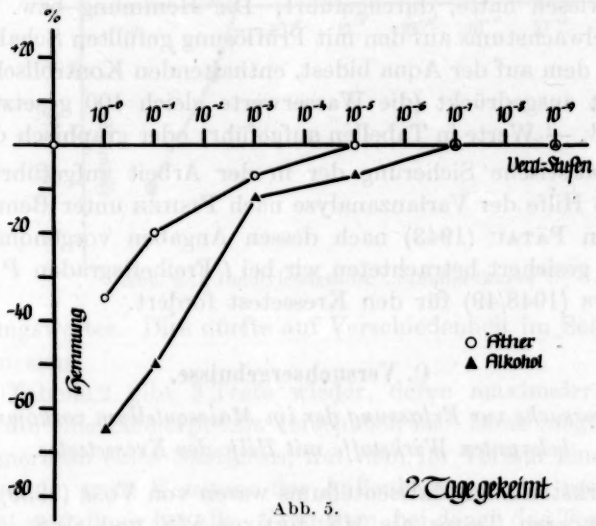

Abb. 5.

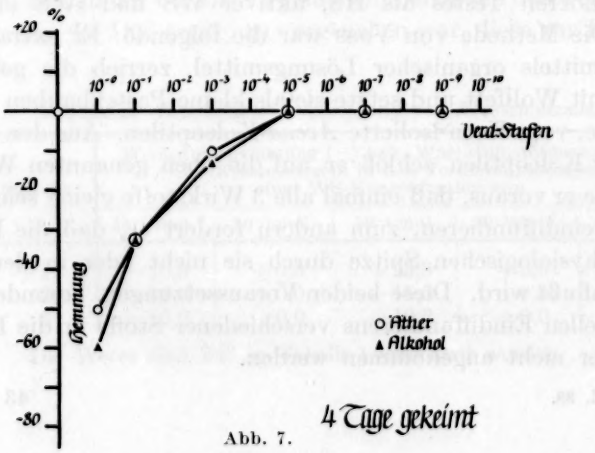

Abb. 7.

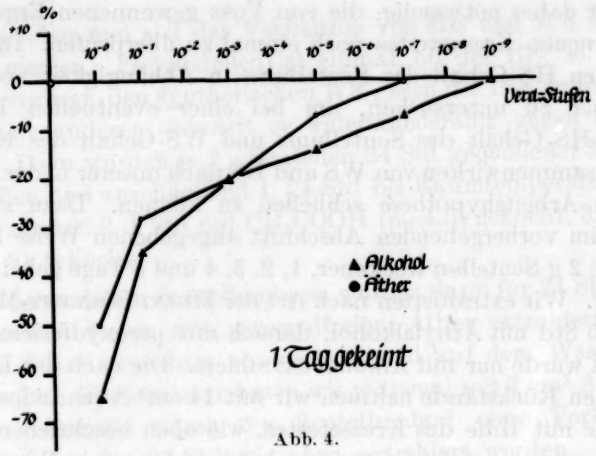

Abb. 4.

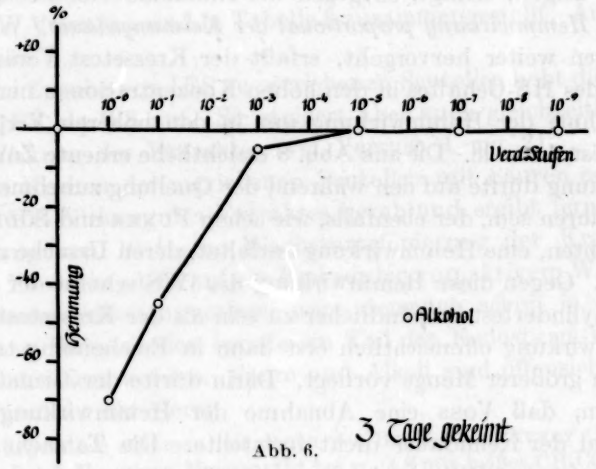

Abb. 6.

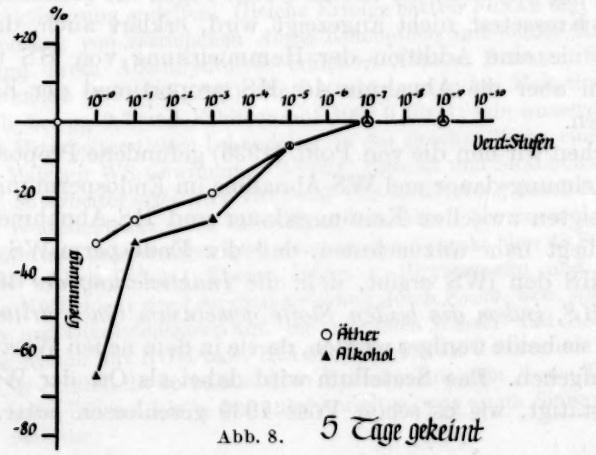

Abb. 8.

Abb. 3—8 (in Zeilenfolge). Abnahme des HS im Scutellum in den ersten 5 Tagen der Keimung. Die Extraktion des HS aus den Scutellen erfolgte mit Äthylalkohol und Äther.

Es war daher notwendig, die von Voss gewonnenen Ergebnisse mit Hilfe des neuen Kressetestes noch einmal zu überprüfen. Insbesondere galt es, den HS-Gehalt des Scutellums in Abhängigkeit von der Keimungsdauer zu untersuchen, um bei einer eventuellen Korrelation zwischen HS-Gehalt des Scutellums und WS-Gehalt des Endosperms auf ein Zusammenwirken von WS und HS nach unserer in der Einleitung gegebenen Arbeitshypothese schließen zu können. Dazu stellten wir nach der im vorhergehenden Abschnitt angegebenen Weise Scutellumbrei von je 2 g Scutellen trockener, 1, 2, 3, 4 und 5 Tage gekeimter Maiskörner her. Wir extrahierten nach Art der Multi-Solvent-Methode zuerst über 5 Std mit Äthylalkohol, danach mit peroxydfreiem Äther. In einem Fall wurde nur mit Alkohol extrahiert. Die nach der Destillation verbliebenen Rückstände nahmen wir mit 14 cm^3 Aqua bidest. auf und testeten sie mit Hilfe des Kressetestes, wie oben beschrieben. Wie die Abb. 3—7 zeigen, erfolgt, entgegen der Annahme von Voss, eine *Abnahme der Hemmwirkung proportional der Keimungsdauer*. Wie aus den Abbildungen weiter hervorgeht, erfaßt der Kressetest Veränderungen bezüglich des HS-Gehaltes in den hohen Konzentrationen nicht, so daß eine Abnahme der Hemmwirkung nur in den höheren Verdünnungsstufen getestet wurde. Die aus Abb. 8 ersichtliche erneute Zunahme der Hemmwirkung dürfte auf den während der Quellung zunehmenden iWS zurückzuführen sein, der ebenfalls, wie schon Funke und Söding (1948) zeigen konnten, eine Hemmwirkung entfaltet, deren Ursache noch nicht geklärt ist. Gegen diese Hemmwirkung des iWS scheint der von Voss benutzte Zylindertest empfindlicher zu sein als der Kressetest, bei dem die Hemmwirkung offensichtlich erst dann in Erscheinung tritt, wenn der iWS in größerer Menge vorliegt. Darin dürfte der Grund dafür zu suchen sein, daß Voss eine Abnahme der Hemmwirkung des HS proportional der Keimdauer nicht feststellte. Die Tatsache, daß die Hemmwirkung des iWS, der in den ersten Tagen der Keimung gebildet wird, vom Kressetest nicht angezeigt wird, erklärt auch, daß wir in dieser Zeit nie eine Addition der Hemmwirkung von HS und iWS, statt dessen aber die Abnahme des HS proportional der Keimdauer beobachteten.

Vergleichen wir nun die von Pohl (1936) gefundene Proportionalität zwischen Keimungsdauer und WS-Abnahme im Endosperm mit der von uns aufgezeigten zwischen Keimungsdauer und HS-Abnahme im Scutellum, so liegt nahe anzunehmen, daß der Endosperm-WS mit dem Scutellum-HS den iWS ergibt, d. h. *die Inaktivierung des WS erfolgt durch den HS, indem die beiden Stoffe gemeinsam einen dritten bilden*, demzufolge sie beide weniger werden, da sie in dem neuen Wirkstoff miteinander aufgehen. Das Scutellum wird dabei als Ort der WS-Inaktivierung bestätigt, wie es schon Voss 1939 geschlossen hatte.

Im folgenden nun soll das Verhältnis von HS und WS zueinander überprüft werden. Festzustellen ist einmal, ob der HS, so wie er im Scutellum vorliegt, den synthetischen WS gleich die IES zu inaktivieren vermag, zum anderen, wieweit er widerstandsfähig gegen Säure und Lauge ist. Dazu wurden je 2 g Scutellen 24 Std gequollener Maiskörner fein zerrieben und anschließend 1. 24 Std bei Raumtemperatur mit IES 10^{-3} mol versetzt, 2. 1 Std mit CH_3COOH (p_H 4,5) gekocht, 3. 1 Std mit KOH (p_H 8) gekocht.

Die so behandelten Scutellumbreie wurden dann für 24 Std in einem kühlen dunklen Raum mit peroxydfreiem Äther extrahiert. Danach wurde der Äther vorsichtig abpipettiert und auf dem Wasserbad abgedampft. Den Rückstand nahmen wir jedesmal mit 7 cm^3 Aqua bidest. auf. Zur Kontrolle waren 2 g Scutellumbrei ohne Vorbehandlung direkt mit Äther für 24 Std wie oben extrahiert worden. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Aus ihr ist zu entnehmen:

1. Eine Zugabe von IES zu zerriebenen Scutellen hebt die Wirksamkeit der IES als WS auf. Sie steigert aber auch gleichzeitig die hemmende Wirkung des Extraktes (vgl. Versuch 1 mit 2!).

2. Ein Kochen der zerriebenen Scutellen mit Säuren oder Laugen setzt die HS-Wirkung des Extraktes herab und ergibt ferner bei einer Verdünnung von 10^{-4} eine Wachstumsförderung der Kressewurzeln.

Diese Förderung läßt auf ein Freiwerden von aktivem WS schließen. Nach unserer Arbeitshypothese wäre demnach schon in 24 Std vorgequollenen Maisscutellen bereits ein Teil des Endosperm-WS im Scutellum inaktiviert worden. Säure und Alkali sind offensichtlich in der Lage, diesen zu aktivieren.

Diese Ergebnisse stimmen mit denen von Berger und Avery (1944) überein, die durch Behandlung von Maisextrakt bei p_H 4,8 mit heißer CH_3COOH ebenfalls eine WS-Aktivierung erzielten. Gleiche Erfolge hatten Funke und Söding (1948) bei Behandlung von zerriebenen *Avena*-Koleoptilen mit heißer HCl. Eine WS-Aktivierung durch Alkalihydrolyse erhielten Avery, Berger, Shalucha und Avery, Berger (1941 und 1944), die Extrakte aus reifem Mais einer Behandlung mit Alkali bei p_H 9,7 und Erhitzen auf 100° C für 15 min aussetzten. Haagen-Smit und Mitarbeiter (1946) behandelten in der gleichen Weise einen Extrakt aus unreifem Mais zur WS-Gewinnung. Avery, Berger und Shalucha und Haagen-Smit und Mitarbeiter erreichten 1942 eine WS-Aktivierung durch Alkalihydrolyse, wenn sie Weizenextrakt einer Einwirkung von Alkali bei einem p_H von 10,5 und kurzem Erhitzen unterwarfen, bzw. wenn sie den Extrakt über 48 Std nach Zugabe von Alkali stehen ließen. Ebenso zeigen v. Guttenberg und Lehle-Jörges (1947) die Möglichkeit einer Auxinaktivierung durch Säure- bzw. Alkalibehandlung bei Mono- und Dikotylensamen auf. Sie versetzten Wasser- und Ätherextrakte zerkleinerter Samen mit KOH bzw. HCl und kochten sie 3 Std unter dem Rückflußkühler. Sie prüften die so behandelten Extrakte mit dem *Avena*-Test und fanden in ihnen mehr WS vor, als in den unbehandelten, was sie im Sinne einer WS-Aktivierung deuteten.

Tabelle 3. *Zusammenstellung von mit Maisscutellumbrei durchgeführten Versuchen zur Überprüfung der Wirkung des HS auf die IES und seiner Beständigkeit gegen Säure und Alkali.*

Art der Behandlung von je 2 g Scutellumbrei 24 Std gequollener Maiskörner	Wachstumswerte in den Verdünnungsstufen					
	10^{-0}	10^{-1}	10^{-3}	10^{-4}	10^{-5}	10^{-7}
Versuch 1 Ätherextraktion über 24 Std	—65,1	—39,9	—3,0	±0,0	±0,0	±0,0
Versuch 2 Einwirkung von IES 10^{-3} mol für 24 Std, dann Ätherextraktion über 24 Std . .	—100,0	—85,9	—39,7	—20,1	±0,0	±0,0
Versuch 3 Kochen mit CH_3COOH 1 Std, dann Ätherextraktion über 24 Std	—61,5	—20,0	±0,0	+5,5	±0,0	±0,0
Versuch 4 Kochen mit KOH 1 Std, dann Ätherextraktion über 24 Std	—50,5	±0,0	±0,0	+9,0	±0,0	±0,0
Versuch 5 Einwirkung von IES 10^{-3} mol. für 24 Std, dann Kochen mit CH_3COOH 1 Std, dann Ätherextraktion über 24 Std	—100,0	—82,8	—38,1	+10,5	+8,0	±0,0
Versuch 6 Einwirkung von IES 10^{-3} mol für 24 Std, dann Kochen mit KOH 1 Std, dann Ätherextraktion über 24 Std	—80,2	—60,7	—11,0	+13,0	±0,0	±0,0

Es erhob sich nun die Frage, ob die in Versuch 2 aufgezeigte Inaktivierung der IES durch den HS sich durch Säure- bzw. Alkalibehandlung wieder rückgängig machen ließe. Es wurden daher je 2 g Scutellumbrei 24 Std gequollener Maiskörner

1. 24 Std bei Raumtemperatur mit IES 10^{-3} mol versetzt und anschließend mit CH_3COOH (p_H 4,5) 1 Std lang gekocht.

2. 24 Std bei Raumtemperatur mit IES 10^{-3} mol versetzt und anschließend 1 Std mit KOH (p_H 8) gekocht.

Danach wurde wie in den vorherigen Versuchen mit Äther extrahiert und getestet. Die Versuche 5 und 6 der Tabelle 3 geben die getesteten Werte wieder. Aus diesen geht hervor, daß die zugeführte IES durch Hydrolyse zurückerhalten wird, was sich in der stärkeren Förderung bei einer Verdünnung von 10^{-4} mol gegenüber der Förderung, die in der gleichen Verdünnungsstufe durch Säure- und Alkalibehandlung von Scutellumbrei ohne einen Zusatz von synthetischem WS erzielt wird, bemerkbar macht. Die Zunahme der Hemmwirkung nach Zugabe von

IES zum Scutellumbrei ohne Eintreten einer Förderung in stärkeren Verdünnungen kann in der auch das Wachstum hemmenden Wirkung des iWS gesehen werden, wie sie von SÖDING (1948) angegeben wird.

Die besprochenen Vorversuche stützten uns in unserer Arbeitshypothese, daß der *Endosperm-WS im Gramineenscutellum im Zusammenspiel mit dem dort vorliegenden HS in eine reversibel inaktive Form überführt wird.*

II. Zur Analyse des Hemmstoffes im Maisscutellum.

Die Bedeutung, die dem HS des Maisscutellums nach unserer Arbeitshypothese und den geschilderten Vorversuchen bei der Inaktivierung des Endosperm-WS wahrscheinlich zukommt, machte eine weitere eingehende Untersuchung dieses Wirkstoffes erforderlich. Die von Voss gemachten Angaben über Löslichkeit des HS in Wasser und organischen Lösungsmitteln, über seine Beständigkeit gegen H_2O_2 und Hitze konnten von uns nach Überprüfung derselben im Kressetest bestätigt werden.

Als bestes Lösungsmittel erwies sich in unseren Versuchen, in denen es HS zu extrahieren galt, der Äthylalkohol. Tabelle 4 gibt einen Versuch wieder, bei dem einer Alkoholextraktion über längere Zeit (48 Std) eine Ätherextraktion folgte. Wie die mangelnden Hemmwerte der Ätherextraktion beweisen, wurde dem Scutellumbrei durch den Alkohol der gesamte HS entzogen. Diese bessere Löslichkeit des HS in Alkohol denn in Äther führen wir auf den Wassergehalt des Alkohols zurück, zumal der HS — im Gegensatz zu freiem und inaktivem WS — einem wäßrigen Extrakt weder mit Äther noch mit Chloroform entzogen werden kann.

Der hohe Gehalt an Keimöl im Maisscutellum ließ die Frage aufkommen, ob der HS fettlöslich ist, was für den WS gilt. Wir entfetteten daher die Extrakte durch Ausschütteln mit Petroläther im Scheidetrichter. Dann verglichen wir im Test den gereinigten mit dem ungereinigten HS-Extrakt. Abb. 9 gibt diesen Vergleich wieder. Die Werte beider Teste sind identisch, d. h. der *HS ist nicht fettlöslich.* Außerdem

Tabelle 4. *Prüfung des HS auf seine Löslichkeit in Alkohol und Äther hin.*

Scutellen 3 Tage gequollener Maiskörner wurden	Wachstumshemmung der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen				
	10^{-0}	10^{-1}	10^{-3}	10^{-5}	10^{-7}
a) mit Äthylalkohol extrahiert	—72,5	—45,2	—9,5	±0,0	±0,0
b) daran anschließend mit Äther extrahiert . .	± 0,0	± 0,0	±0,0	±0,0	±0,0

Die Extraktion erfolgte nach der MULTI-SOLVENT-Methode. Die angeführten Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

entfernten wir durch Destillation den Petroläther von dem Fett, das er dem Extrakt entzogen hatte, stellten von dem zurückbleibenden Fett eine Emulsion her, die wir dann auf HS-Gehalt hin untersuchten. Sie zeigte keinerlei Hemmwirkung im Kressetest. Dieser Befund steht in Analogie zu Ergebnissen von VAN OVERBEEK (1945), der im Zuckerrohr einen zwar äther-, aber nicht petrolätherlöslichen HS nachwies.

Auf eine Identität beider Stoffe soll damit nicht geschlossen werden.

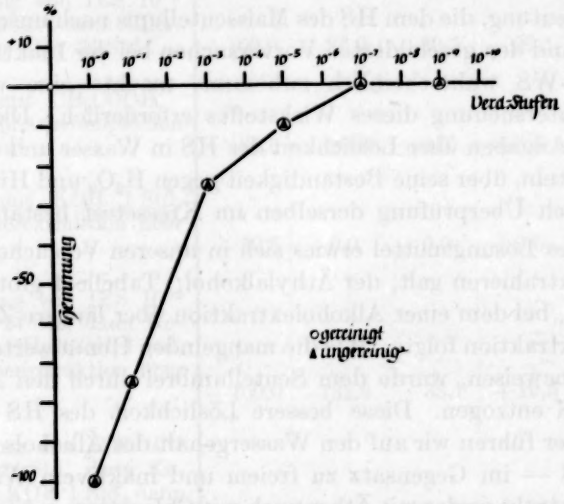

Abb. 9. Prüfung des HS auf seine Fettlöslichkeit. Mit Petroläther gereinigtes HS-Extrakt zeigt die gleiche Hemmwirkung wie ungereinigtes.

Um die Versuchsmethodik vereinfachen zu können, war es von Bedeutung, einmal festzustellen, ob der HS, wenn er im wäßrigen Extrakt vorliegt, beständig ist. Dies zu prüfen, wurden von einer größeren Menge HS-Extrakt 8 Tage hindurch in Abständen Proben entnommen und getestet. Tabelle 5 zeigt, daß *der durch Extraktion mittels organischer Lösungsmittel gewonnene HS sich unverändert bis zu 8 Tagen im Kühlschrank (+ 4° C) aufbewahren läßt.*

Für die geringere Hemmwirkung des frisch getesteten Extraktes vermögen wir keinen Grund zu nennen, es sei denn, man mache eine Schwankung des Kressetestes dafür verantwortlich. Diese Erkenntnis der Beständigkeit des wäßrigen HS-Extraktes gestattete es, von nun an mit einem einmal hergestellten HS-Extrakt mehrere Versuche an verschiedenen Tagen hintereinander durchzuführen, wie auch Versuche über einen längeren Zeitraum hin anzusetzen, ohne dabei Gefahr zu laufen, daß das Ergebnis durch selbständigen Abbau des HS verwischt würde. Der in reinerer Form durch Kataphorese gewonnene HS ist nicht so lange haltbar.

Seine Wirksamkeit läßt schon nach 3 Tagen, wie aus Tabelle 6 hervorgeht, merklich nach. Wir nehmen für dieses Nachlassen der Hemmwirkung eine oxydative Zerstörung des HS an der Luft an. Als einen solchen oxydativ zerstörbaren Stoff ermittelten HEMBERG (1947) und LARSEN (1944 und 1947) bei ihren Versuchen an Kartoffelknollen bzw. etiolierten Erbsenkeimlingen den 3-Indolylacetaldehyd, der sich unter Lichteinfluß zu IES oxydiert. Da wir bei der Kataphorese eine eindeutige Trennung von WS (Test des Anodenraumes s. Tabelle 8!) und HS beobachteten und in den Vorversuchen schon zeigen konnten, daß der HS in der Lage ist, den künstlichen WS zu inaktivieren, glauben wir nicht an eine Identität des Scutellum-HS mit 3-Indolylacetaldehyd. Das schließt andererseits aber nicht die Möglichkeit aus, daß während des Vorganges der Kataphorese im Anodenraum WS (wenn wir diesen als IES auffassen wollen) positiv elektrisch aufgeladen und so befähigt wird, zur Kathode zu wandern, so daß der kataphoretisch gewonnene HS-Extrakt neben dem eigentlichen HS noch 3-Indolylacetaldehyd enthält. Als Erklärung für die geringere Beständigkeit des kataphoretisch gewonnenen HS könnte somit die später erfolgende Zurückverwandlung des 3-Indolylacetaldehyds in IES unter Einwirkung des Luftsauerstoffes gelten. Genauere Aussagen lassen sich über dieses Phänomen zur Zeit noch nicht machen, dazu bedarf es zunächst der Erforschung der chemischen Natur des HS.

Tabelle 5. *Nachweis der Beständigkeit des im wäßrigen Extrakt vorliegenden HS.*

Alter des Extraktes	Wachstumshemmung der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen				
Tage	10^{-0}	10^{-1}	10^{-3}	10^{-5}	10^{-7}
0	—48,5	—12,2	±0,0	±0,0	±0,0
2	—74,4	—26,6	—10,1	±0,0	±0,0
3	—71,7	—30,3	—10,2	±0,0	±0,0
5	—73,7	—25,3	—9,6	±0,0	±0,0
8	—60,2	—22,3	—9,5	±0,0	±0,0

Der HS entstammt einer alkoholischen Scutellumextraktion 24 Std gequollener Maiskörner. Die aufgeführten Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Tabelle 6. *Nachweis der Unbeständigkeit des durch Kataphorese aus Scutellumbrei gewonnenen HS-Extraktes.*

Alter des Extraktes	Wachstumshemmung der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen				
Tage	10^{-0}	10^{-1}	10^{-3}	10^{-5}	10^{-7}
1	—75,7	—30,7	—6,0	±0,0	±0,0
3	—61,3	—10,0	—6,6	+2,0	±0,0

Die Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Einer weiteren Analyse des HS diente die Klärung der Frage nach seiner Säure- bzw. Alkalibeständigkeit bezüglich seiner Inaktivierungsfähigkeit von WS. Zur Beantwortung dieser Frage wurde folgender Versuch ausgeführt: Je eine Probe von 7 cm³ durch Kataphorese gewonnenen HS-Extraktes wurde

1. 1 Std mit CH_3COOH (p_H 4,5) gekocht. (Ein Tropfen 80%ige CH_3COOH auf die 7 cm³ ergibt den gewünschten p_H.)

2. 1 Std mit KOH (p_H 8) gekocht. (Zwei Tropfen 50%ige KOH auf die 7 cm³ ergibt den gewünschten p_H.)

Die so behandelten Extrakte wurden anschließend für 24 Std einer Einwirkung von IES 10^{-6} mol ausgesetzt.

Diese weiterhin nicht behandelten Flüssigkeiten testeten wir zunächst direkt. Dabei stellten wir fest, daß in den ersten beiden Verdünnungsstufen eine 100%ige Hemmung eintrat. Wir führten dies auf

Tabelle 7. *Nachweis der Beständigkeit des HS gegenüber Säure und Alkali bezüglich seiner Fähigkeit, WS zu inaktivieren.*

Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner wurde behandelt	Wachstumshemmung der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen				
	10^{-0}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
1. mit CH_3COOH, p_H 4,5, dann für 24 Std mit IES 10^{-6} mol versetzt	—46,3	—2,5	—2,0	±0,0	±0,0
2. mit KOH, p_H 8, dann für 24 Std mit IES 10^{-6} mol versetzt	—20,0	—3,0	±0,0	±0,0	±0,0

Die Verdünnungsstufen entsprechen in der oben angegebenen Reihenfolge den IES-Konzentrationen 10^{-6}—10^{-10} mol. Die Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Empfindlichkeit der Kressewurzeln gegen Säure und Lauge zurück und wiederholten den Versuch in abgeänderter Form. Dabei gingen wir so vor, daß wir im Anschluß an die 24stündige IES-Einwirkung für weitere 24 Std in der Kälte mit peroxydfreiem Äther extrahierten. Sodann pipettierten wir den Äther vorsichtig ab, dampften ihn auf dem Wasserbad von 60—70° C ein und nahmen den Rückstand mit 7 cm³ Aqua bidest. auf und testeten ihn. Wie aus der Tabelle 7 ersichtlich, *war der mit Säure wie der mit Alkali vorbehandelte HS noch in der Lage, die IES zu inaktivieren.* Das bedeutet, daß ihm durch Säure- oder Alkalieinwirkung die Fähigkeit, WS zu inaktivieren, nicht genommen wurde. Die Möglichkeit, daß die IES mitzerstört wurde, ist zwar gegeben, doch wissen wir aus weiter unten wiedergegebenen Versuchen, daß ihr ein längeres Zusammenstehen mit Säure oder Alkali bei Zimmertemperatur nicht schadet. In Abschnitt C IV nehmen wir noch einmal Bezug auf das hier besprochene Verhalten der IES. Die in der ersten Verdünnungsstufe beobachtete Hemmung führen wir auf die des iWS zurück.

III. Das Verhältnis von Hemmstoff und Wuchsstoff.

WILDMAN und GORDON (1942) gelang es, in Spinatblättern ein an Protein gebundenes Auxin nachzuweisen. In der Diskussion ihrer Ergebnisse werfen sie die Frage nach der Möglichkeit des Vorkommens

von solchem „bound auxin" in Früchten und Samen auf. Skoog und Mitarbeiter (1942), van Overbeek (1944) und zuletzt Moewus (1948) fordern ebenfalls an Protein gebundenen WS für die grünen Teile der Pflanze bzw. für die Kartoffelknolle. In unserer Arbeitshypothese über die Art der Inaktivierung des WS und die Form des iWS dachten auch wir zunächst an eine Bindung des WS an ein Protein. Die beobachtete Abnahme des HS proportional der Keimungsdauer legte den Gedanken nahe, daß im Scutellum nicht eine Veränderung des aus dem Endosperm kommenden WS selbst, sondern nur eine Inaktivierung desselben insofern erfolge, als der WS durch ein Eiweiß abgebunden würde, wobei eine solche Bindung eine Analogie zu einer „chemischen Neutralisation" zuließ. Der Gedanke wurde gestützt durch die Ergebnisse Pohls, daß der Endosperm-WS proportional der Quellungsdauer abnimmt, die dem unseren von der Proportionalität der HS-Abnahme im Scutellum und der Keimungsdauer verwandt sind. Da während der Dauer der HS-Abnahme im Scutellum nie eine Förderung auftrat (vgl. Abschnitt B, Abb. 3—8), wurden aus der folgenden Überlegung heraus weitere Versuche angesetzt. Wir nahmen den aus dem Endosperm aufsteigenden WS-Strom als den negativ geladenen Partner eines Gleichgewichtes an, das im Sinne eines Dissoziationsgleichgewichtes zu denken ist. Er trifft bei seinem Eintritt in das Scutellum auf den positiv geladenen Partner = den HS, dem wir Proteincharakter zusprachen, und vereinigt sich mit ihm zu einem neutralen Produkt = dem iWS.

Eine Auxininaktivierung durch ein Protein diskutiert schon 1936 und 1939 Larsen, dem eine Inaktivierung von aus Pilzkulturen gewonnenem wie auch künstlichem WS durch Preßsaft von etiolierten Erbsenkeimlingen gelang. Da dieser Preßsaft thermolabil ist, sprach er dem in ihm vorkommenden Wirkstoff Enzymcharakter zu. Er stellte ferner fest, daß zur Auxininaktivierung durch diesen Preßsaft unbedingt O_2 vorhanden sein muß.

Tang und Bonner (1947) bestätigen diese Ergebnisse von Larsen. Die O_2-Abhängigkeit des Inaktivierungsprozesses beweisen sie in Versuchen, in denen sie den Preßsaft aus den Erbsenkeimlingen der Einwirkung von KCN und CO in der Dunkelheit aussetzten. Beide Gase vergiften gleicherweise das Inaktivierungssystem des Preßsaftes. Daraus ziehen die Verfasser den Schluß, daß ein Fe-haltiges Protein — ähnlich der Cytochromoxydase — für die Inaktivierung des WS der etiolierten Erbsenkeimlinge verantwortlich ist.

Zuletzt bespricht Moewus (1948) eine auf enzymatischem Wege erfolgende Inaktivierung von in der Kartoffelknolle vorkommendem WS. Er fand, daß unter der Einwirkung von Pankreatin sich die WS-Ausbeute des Kartoffelpreßsaftes erhöht. Ferner konnte er den Erweis dafür erbringen, daß der Kartoffelpreßsaft in der Lage ist, IES zu inaktivieren, und daß diese Inaktivierung durch Behandlung des Extraktes mit Pankreatin rückgängig gemacht werden kann. Moewus nimmt daher an, daß der Vorgang der Auxininaktivierung in der Kartoffelknolle eine Bindung des freien WS = Heteroauxin an ein Eiweiß ist.

Um nun die Möglichkeit einer solchen Inaktivierung des WS durch Bindung an ein Eiweiß zu prüfen, führten wir Versuche mit Enzymen

durch, die die Sprengung einer vielleicht vorliegenden Amidbindung verursachen und somit den iWS aktivieren sollten. Äther- wie Alkoholscutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner wurde für 18 Std bei 25° C sowohl mit Pepsin-, als auch mit Trypsinlösung versetzt. Die Pepsinlösung war eine Lösung von 100 mg Pepsin auf 100 cm³ einer 0,4%igen HCl-Lösung, die des Trypsins von 100 mg Trypsin auf 100 cm³ einer 0,5%igen Na_2CO_3-Lösung. Die proteolytische Fähigkeit dieser

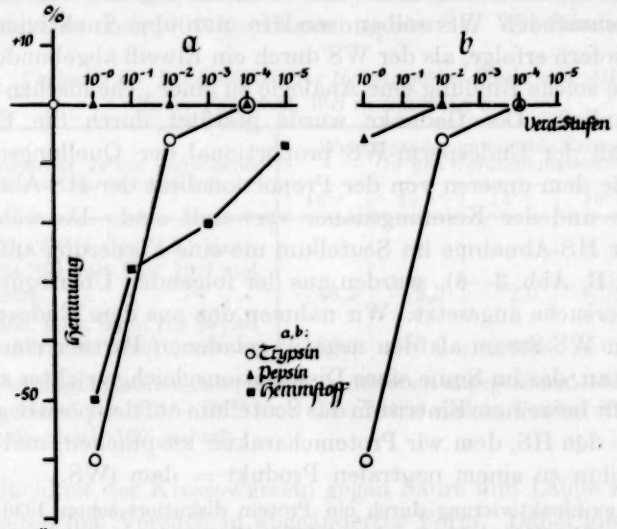

Abb. 10a u. b. Ätherischer Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner mit sauren und alkalischen Enzymlösungen behandelt. a Der direkte Test der behandelten und neutralisierten HS-Lösung; b der Test nach dem im Anschluß an die Behandlung erfolgten Kochen zwecks Zerstörung der zugesetzten Fermente.

Lösung war zuvor an Fibrinflocken getestet worden. Die so behandelten Extrakte hatten wir vor der Bereitung der Kressetestlösungen neutralisiert. Ein Teil des Extraktes war direkt, ein anderer war, um eine eventuelle Wirkung des Fermentes auf das Kressewurzelwachstum auszuschalten, nach kurzem Aufkochen getestet worden.

Die Abb. 10b und 11b zeigen im Vergleich zu 10a und 11a, daß die Fermente, mit denen die Extrakte behandelt wurden, das Wachstum der Kressewurzeln nicht beeinflussen. Vergleichen wir in Abb. 10a und 11a die beiden Kurven, die die Ergebnisse der Versuche mit Enzymen verdeutlichen, mit der HS-Kurve, die den HS-Gehalt des Scutellumextraktes vor der Enzymbehandlung wiedergibt, dann stellen wir eine Abnahme des HS-Gehaltes nach der Behandlung fest. Im Fall der Pepsinbehandlung des ätherischen Scutellumextraktes (den Versuch gibt Abb. 10a wieder) wurde sogar jegliche Hemmwirkung des HS-Extraktes aufgehoben. Es ist wahrscheinlich, daß eine weitere Verdünnung des mit den Fermenten behandelten Extraktes eine Förderung

des Kressewurzelwachstums in den folgenden Verdünnungsstufen angezeigt hätte. Damit konnte auf ein Freiwerden des iWS durch proteolytische Fermente geschlossen werden. Bejahen läßt sich die Frage nach dem enzymatischen Abbau des iWS jedoch erst und nur dann, wenn durch einfache Säure- und Alkalibehandlung nicht der gleiche Effekt erzielt wird; denn die Enzymbehandlung kommt dieser insofern gleich, als die angewandten Fermente nur in saurer oder alkalischer Lösung wirksam sind. Diese Frage war daher zunächst zu klären, zumal

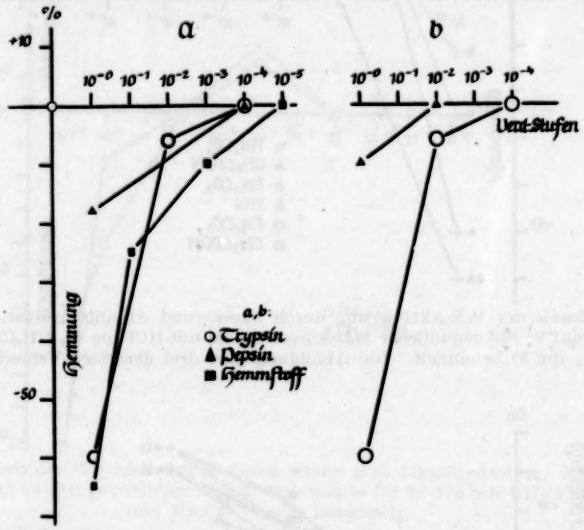

Abb. 11 a u. b. Alkoholischer Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner mit sauren und alkalischen Enzymlösungen behandelt. Sonst wie in Abb. 10.

die Vorversuche eine solche Wirkung der Säure- und Alkalibehandlung auf iWS erwarten ließen. Darum prüften wir nach, inwieweit es möglich sei, den im Maisscutellum vorliegenden iWS hydrolytisch zu spalten. Dazu wurde Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner für 24 Std bei 25° C einerseits mit 0,4%iger HCl (p_H 4), andererseits mit 0,5%iger Na_2CO_3-Lösung (p_H 8) versetzt. Dann wurde der mit Säure behandelte Extrakt mit Na_2CO_3-Lösung, der mit Lauge behandelte mit HCl neutralisiert und getestet. Bei zwei weiteren Versuchen wurde anstatt mit HCl, in Anlehnung an AVERY und BERGER (1944) mit CH_3COOH (p_H 4,5) behandelt. Die Ergebnisse verschiedener solcher Versuche sind in den Abb. 12, 13 und 14 zusammenfassend wiedergegeben. Es zeigt sich bei entsprechender Verdünnung eine deutliche WS-Kurve, die dafür spricht, daß *die Bindung zwischen HS und WS keine Eiweißbindung* (also Amidbindung etwa!) *sein muß, sondern auch eine Esterbindung sein kann*, da sich mit der Säure- und Laugebehandlung des Scutellumextraktes, bei der die Säure und die Lauge die gleiche Konzentration und den gleichen

p_H aufweisen wie in den enzymatischen Lösungen, die gleichen Erfolge erzielen lassen. Für die Möglichkeit einer Esterbindung und die Nicht-

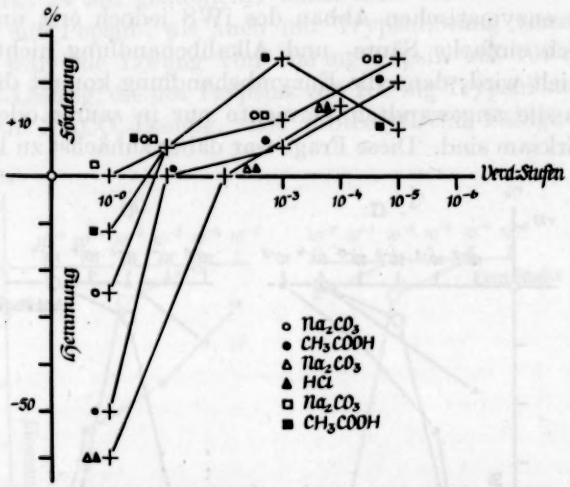

Abb. 12. Nachweis der WS-Aktivierung durch Säure- und Alkalihydrolyse. Ätherischer Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner wurde mit HCl (p_H 4), CH_3COOH (p_H 4,5) und Na_2CO_3 (p_H 8) behandelt. Die Abbildung gibt drei derartige Versuche wieder.

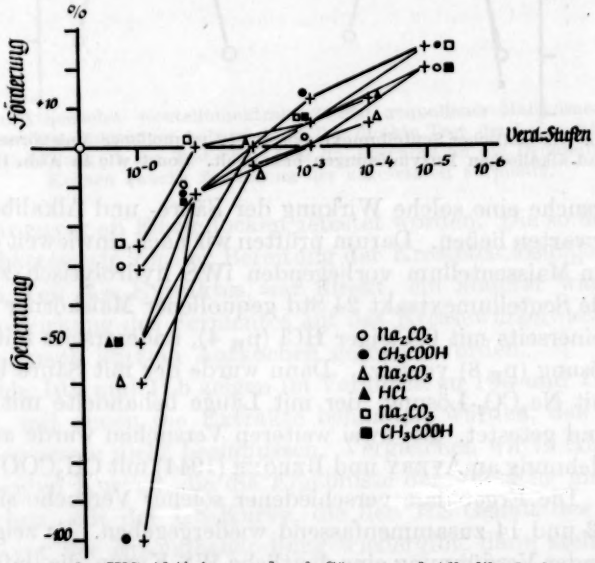

Abb. 13. Nachweis der WS-Aktivierung durch Säure- und Alkalihydrolyse. Alkoholischer Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner wurde mit HCl (p_H 4), CH_3COOH (p_H 4,5) und Na_2CO_3 (p_H 8) behandelt. Die Abbildung gibt drei derartige Versuche wieder.

eiweißstruktur des HS kann weiterhin die Kataphorese des HS durch ein eiweißundurchlässiges Ultrafeinstfilter hindurch angesehen werden.

An Stelle des Eiweißes ließe sich der HS als ein organischer Stoff unbekannter Natur mit einer leicht abspaltbaren reaktionsfähigen OH-Gruppe denken, der durch eben diese mögliche Abspaltung jederzeit Träger einer elektropositiven Ladung werden kann, die eine Wanderung im elektrischen Feld zuläßt. Im Gegensatz zu dem mit einer positiven Ladung versehenen HS bleibt der negativ geladene WS im Anodenraum zurück, wo wir ihn durch Testen der Anodenraumflüssigkeit nachwiesen.

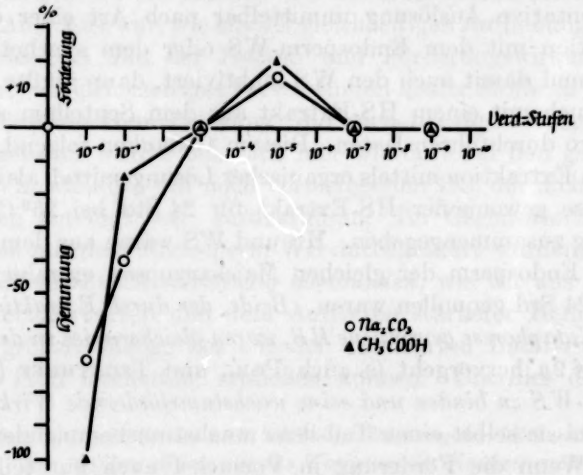

Abb. 14. Nachweis der WS-Aktivierung durch Säure- und Alkalihydrolyse. Alkoholischer Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner wurde für 24 Std mit CH_3COOH (p_H 4,5) und Na_2CO_3 (p_H 8) behandelt.

Tabelle 8 bringt die gemessenen Förderungswerte. Die 100%ige Hemmung in der ersten Verdünnungsstufe in Zeile a) läßt sich auf die starke Ansäuerung (p_H 5) des Anodenraumes zurückführen, die von den empfindlichen Kressewurzeln nicht vertragen wurde. Um nun diese unerwünschte Hemmung auszuschalten, wurde bei einem zweiten Test des Anodenraumes diesem der WS durch eine 24stündige Ätherextraktion entzogen. Wir versetzten dazu die Anodenraumflüssigkeit für 24 Std mit Äther, pipettierten diesen dann vorsichtig ab und dampften ihn auf dem

Tabelle 8. *Prüfung des Anodenraumes auf WS-Gehalt.*

Der Anodenraum wurde	Wachstumswerte der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen					
	10^{-0}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-5}	10^{-7}
a) direkt getestet	—100,0	—41,6	+3,0	+11,1	+20,3	+11,1
b) über 24 Std mit Äther extrahiert und dann getestet	— 51,9	—26,4	+17,8	+9,9	±0,0	±0,0

Die Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Wasserbad von 60—70° C ab. Den Rückstand nahmen wir mit Aqua bidest. auf und testeten dann. Zeile b) der Tabelle 8 gibt die Werte dieses Testes wieder, die den WS-Gehalt des Anodenraumes anzeigen.

IV. Weitere Versuche zur Inaktivierung des Wuchsstoffes durch den Hemmstoff.

Wenn der HS des Scutellums sich ohne Zwischenstufen und ohne eine fermentative Auslösung unmittelbar nach Art einer chemischen Neutralisation mit dem Endosperm-WS oder dem synthetischen WS verbindet und damit auch den WS inaktiviert, dann müßte sich dieser Vorgang auch mit einem HS-Extrakt aus dem Scutellum und reinem WS in vitro durchführen lassen. Diesem Gedanken folgend, wurde sowohl durch Extraktion mittels organischer Lösungsmittel, als auch durch Kataphorese gewonnener HS-Extrakt für 24 Std bei 25° C mit einer WS-Lösung zusammengegeben. HS und WS waren aus dem Scutellum bzw. dem Endosperm der gleichen Maiskaryopsen extrahiert worden, die zuvor 24 Std gequollen waren. *Beide, der durch Extraktion als auch der durch Kataphorese gewonnene HS, waren gleicherweise in der Laye*, wie aus Tabelle 9a hervorgeht (s. auch POHL und TEGETHOFF (1949), *den Endosperm-WS zu binden und seine wachstumsfördernde Wirkung aufzuheben*, wobei sie selbst einen Teil ihrer wachstumshemmenden Wirkung verloren. Wenn die Förderung in Versuch 1 auch nur teilweise aufgehoben wurde, so tritt sie doch drei Zehnerpotenzen früher in Erscheinung als beim Wachstum der Kressewurzeln allein auf der Endosperm-WS-Lösung. Es ist offensichtlich sehr viel WS inaktiviert worden.

Tabelle 9a. *Inaktivierung des Endosperm-WS durch den HS des Scutellums.*

Verdünnungsstufen, in denen getestet wurde	Wachstum der Kressewurzeln auf: Hemmstoff		Endospermwuchsstoff		(Hemmstoff + Endospermwuchsstoff)		theoretisch mögliche Werte im Fall einer Addition von Hemm- und Wuchsstoff	
	1	2	1	2	1	2	1	2
10^{-0}	—88,1	—89,9	—65,9	—100,0	—47,8	—84,7	—100,0	—100,0
10^{-1}	—54,7	—40,2	—39,5	— 49,7	—19,1	—30,5	—94,2	— 89,9
10^{-2}	—12,4	— 9,0	± 0,0	± 0,0	+20,0	—0,9	—12,4	— 9,0
10^{-3}	± 0,0	± 0,0	+ 1,0	+ 1,5	± 0,0	±0,0	+ 1,0	+ 1,5
10^{-5}	± 0,0	± 0,0	+ 5,8	+ 11,6	± 0,0	±0,0	+ 5,8	+ 11,6
10^{-7}	± 0,0	± 0,0	+ 21,6	+ 21,1	± 0,0	±0,0	+ 21,6	+ 21,1

Versuch 1: Alkoholischer HS-Extrakt; Versuch 2: durch Kataphorese gewonnener HS-Extrakt. Die Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Um nun festzustellen, ob sich der HS gegen IES ebenso verhalte wie gegen Endosperm-WS, wurde HS-Extrakt für 24 Std bei 25° C einer Einwirkung von IES 10^{-6} mol ausgesetzt. Um diese Verdünnungsstufe zu erhalten, wurden 9 cm³ HS-Extrakt mit 1 cm³ IES 10^{-5} mol versetzt. So ließen sich leicht nach erfolgter Einwirkung der Säure weitere Verdünnungsstufen herstellen, die sich mit einer Verdünnungsreihe von IES vergleichen ließen. Wie man an Hand von Tabelle 9b feststellt, ist die Reaktion des HS auf den WS des Endosperms und auf die IES dieselbe. Auch hier war, wie aus der gleichzeitigen Aufhebung der Hemmwirkung des HS und der Hemm- und Förderungswirkung der IES hervorgeht, ein gleichzeitiges Verschwinden beider Stoffe zu beobachten. Die verbleibende Hemmwirkung, die auch bei dem obengeschilderten Versuch getestet wurde, läßt sich hier wie dort auf den gebildeten inaktiven WS, wie auch auf noch verbleibenden HS, der nicht an der Inaktivierung beteiligt war, zurückführen. Im Gegensatz zu den Versuchen, die mit dem Endosperm-WS durchgeführt wurden, *hat der HS die IES* offensichtlich *vollständig abgebunden*, wie wir aus dem Fehlen von Förderungswerten und dem Auftreten stärkerer Hemmwerte, die auf eine größere Menge des aus der vermehrten Inaktivierung resultierenden iWS hindeuten, schließen können. Überdies deutet dieser

Tabelle 9b. *Nachweis der nicht additiven Wirkung der IES und des HS des Maisscutellums auf das Wachstum der Kressewurzeln.*

Versuchswerte, die miteinander verglichen werden	Wachstumshemmung (—) bzw. Wachstumsförderung (+) der Kressewurzeln in den Verdünnungsstufen				
	10^{-0}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-4}	10^{-6}
a) HS-Werte aus 4 Versuchen	—66,7	—28,7	—11,3	±0,0	±0,0
	—56,7	—28,9	±0,0	±0,0	±0,0
	—57,8	—16,7	±0,0	±0,0	±0,0
	—86,0	—32,0	—20,9	—3,2	±0,0
b) WS-Werte aus 4 Versuchen	—32,8	—13,4	+20,8	+12,0	±0,0
	—31,1	—12,6	+20,0	+13,9	±0,0
	—33,3	—12,8	+20,5	+11,5	±0,0
	—31,8	—12,6	+20,0	+12,6	±0,0
c) (HS+WS)-Werte aus 4 Versuchen	—54,0	—27,3	±0,0	±0,0	±0,0
	—75,9	—9,5	±0,0	±0,0	±0,0
	—80,0	—30,0	±0,0	±0,0	±0,0
	—80,6	—25,9	±0,0	±0,0	±0,0
d) theoretisch mögliche Werte im Fall einer erfolgten Addition von HS und WS (d = a + b)	—99,5	—42,1	+9,5	+12,0	±0,0
	—87,8	—41,5	+20,0	+13,9	±0,0
	—91,1	—29,5	+20,5	+11,5	±0,0
	—100,0	—44,6	—0,9	+9,4	±0,0

Aufgeführt wurden 4 von in vitro durchgeführten Versuchen, bei denen HS-Extrakt mit IES versetzt wurde. Die Konzentration der IES betrug in der Verdünnungsstufe $10^{-0} = 10^{-6}$ mol. Die Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Versuch auf eine Identität von Endosperm-WS und IES hin, zumindest hinsichtlich des Verhaltens gegenüber dem im Scutellum vorkommenden HS. Eine solche Identität wird auch von v. GUTTENBERG und LEHLE-JÖRGES (1947) auf Grund ihrer Untersuchungen an Mono- und Dikotylensamen, deren WS-Gehalt sie prüften, angenommen.

Eine additive Wirkung von HS und WS liegt, nach den Werten zu urteilen, die sich sowohl bei den Versuchen mit Endosperm-WS als auch bei denen mit IES ergaben, offenbar nicht vor.

Eine solche additive Wirkung zwischen wachstumshemmenden und wachstumsfördernden Substanzen beobachtete MOEWUS (1949) bei der Extraktion von Blastokolinen aus Blättern und Früchten. Unter ihnen fand er eines, das δ-Caprolacton, welches eine fördende Wirkung auf das Wachstum ausübt und sich durch Dehydrierung in eine das Wachstum hemmende Form, die Parasorbinsäure, überführen läßt. Durch Hydrierung wird es in die erstgenannte Form zurückverwandelt. Liegen nun beide Formen nebeneinander vor, dann addieren sie sich in ihrer Wirkung. MOEWUS gibt noch ein zweites Beispiel für Addition von wachstumsfördernden und wachstumshemmenden Stoffen an. Cumarin ist ein Blastokolin, welches sowohl das Wurzel-, als auch das Sproßwachstum hemmt. Läßt man nun gleichzeitig WS (in überoptimaler Konzentration) und Cumarin auf die Wurzel einwirken, dann addieren sich diese beiden Stoffe in ihrer Wirkung, das Wurzelwachstum wird in noch stärkerem Maße gehemmt. Beim Sproß erfolgt bei gleichzeitiger Gabe von Cumarin und WS (in unteroptimaler Konzentration) eine Herabsetzung des künstlich zugeführten WS, d. h. auch hier liegt eine Addition der beiden Stoffe vor.

Auf eine WS-Inaktivierung im von uns oben dargelegten Sinn lassen ebenfalls die von LINSER (1948) mit Trockenrückständen alkoholischer Pflanzenextrakte durchgeführten Versuche schließen. Er erzielte nämlich im Streckungswachstum einzelner Organe (bei der Sproßbildung z. B.), wenn er hemmstoffhaltige Pflanzenextraktpasten dort einwirken ließ, Reaktionen, die wegen eines Überangebotes an WS an dieser Stelle sonst nicht eintreten. Es muß also durch die HS-haltigen Pflanzenextrakte WS inaktiviert worden sein.

War es, wie die voraufgegangenen Versuche zeigen konnten, gelungen, sowohl Endosperm-WS als auch IES durch HS zu inaktivieren, so sollte im folgenden geprüft werden, ob sich dieser iWS durch Säure- bzw. Alkalieinwirkung wieder reaktivieren ließe. Dazu wurde HS-Extrakt, der für 24 Std unter der Einwirkung von IES gestanden hatte, anschließend für weitere 24 Std mit CH_3COOH bzw. Na_2CO_3 (Versuchsanordnung wie in Abschnitt C III) versetzt. Dann wurden die Lösungen neutralisiert und getestet. Die Abb. 15 gibt die Ergebnisse dieser Versuche wieder. Man ersieht aus dieser Abbildung, daß sich *die IES auch aus dem künstlich hergestellten iWS wiedergewinnen läßt, d. h. auch dieser ist reversibel inaktiv.* Wir möchten aus diesen Ergebnissen den Schluß ziehen, daß der von uns hergestellte künstliche iWS mit dem natürlich im Maisscutellum vorkommenden identisch ist. Dies würde zu der weiteren Annahme berechtigen, daß *der Endosperm-WS, der im Scutellum vom HS inaktiviert wird, IES ist.* In Abb. 16 wurde, um das Ergebnis des Reaktivierungsvorganges bei Alkalibehandlung von inaktivem

WS zu verdeutlichen, die Kurve des behandelten iWS denen des unbehandelten und der IES gegenübergestellt. Dabei erscheint uns die

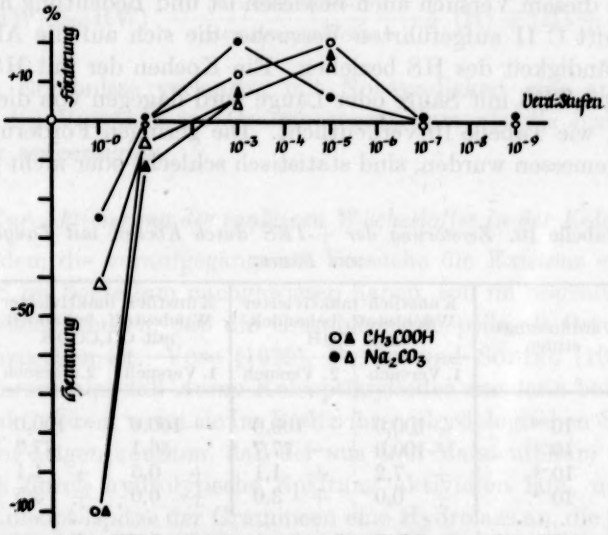

Abb. 15. Nachweis der WS-Inaktivierung eines in vitro hergestellten iWS. Alkoholischer Scutellumextrakt 24 Std gequollener Maiskörner wurde 24 Std mit IES und anschließend weitere 24 Std mit CH_3COOH (p_H 4,5) und Na_2CO_3 (p_H 8) behandelt. Die Abbildung gibt zwei solcher Versuche wieder.

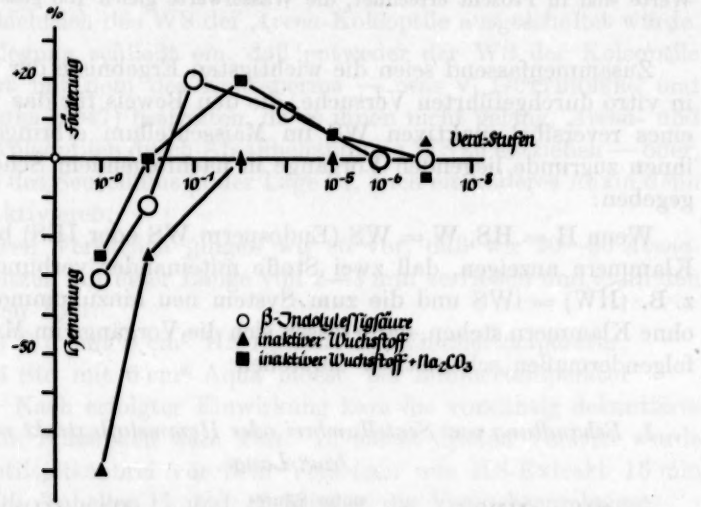

Abb. 16. Darstellung der hydrolytischen Spaltung von iWS (in vitro inaktivierte IES) durch Na_2CO_3 (p_H 8). Der Vergleich zwischen der den Versuch wiedergebenden Kurve und der IES-Kurve sowie einer solchen des iWS zeigt, daß die IES-Kurve nach erfolgter Behandlung des iWS wieder herausspaltet.

Übereinstimmung der Kurve des behandelten iWS mit der der IES beachtlich!

Es bedarf noch des Hinweises auf die Beständigkeit der IES hinsichtlich eines langen Zusammenstehens mit Säure bzw. Lauge, was sicher mit diesem Versuch auch bewiesen ist und Bedeutung hat für die in Abschnitt C II aufgeführten Versuche, die sich auf die Alkali- und Säurebeständigkeit des HS beziehen. Ein Kochen der mit HS in vitro inaktivierten IES mit Säure oder Lauge wird dagegen von dieser kaum vertragen, wie Tabelle 10 verdeutlicht. Die geringen Förderungswerte, die noch gemessen wurden, sind statistisch schlecht oder nicht gesichert.

Tabelle 10. *Zerstörung der +-IES durch Kochen mit Lauge und Säure.*

Verdünnungsstufen	Künstlich inaktivierter Wuchsstoff, behandelt mit KOH		Künstlich inaktivierter Wuchsstoff, behandelt mit CH_3COOH	
	1. Versuch	2. Versuch	1. Versuch	2. Versuch
10^{-0}	—100,0	—100,0	—100,0	—100,0
10^{-1}	—100,0	— 77,7	— 56,1	— 77,7
10^{-2}	+ 7,2	+ 1,1	+ 0,5	+ 1,1
10^{-4}	± 0,0	+ 3,0	± 0,0	+ 3,5

Die IES war zuvor mit HS-Extrakt inaktiviert worden. Die starken Hemmungen in den ersten Konzentrationen gehen zum Teil auf die hemmende Wirkung der Alkali- und Säureionen auf das Wurzelwachstum zurück. Die aufgeführten Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Zusammenfassend seien die wichtigsten Ergebnisse der in vivo und in vitro durchgeführten Versuche, die den Beweis für das Vorkommen eines reversibel inaktiven WS im Maisscutellum erbringen, und die ihnen zugrunde liegenden Vorgänge in nachfolgendem Schema wiedergegeben:

Wenn H = HS, W = WS (Endosperm-WS oder IES) bedeutet, die Klammern anzeigen, daß zwei Stoffe miteinander verbunden sind, so z. B. (HW) = iWS und die zum System neu hinzukommenden Stoffe ohne Klammern stehen, dann lassen sich die Vorgänge im Maisscutellum folgendermaßen schematisch darstellen:

1. Behandlung von Scutellumbrei oder Hemmstoffextrakt mit Säure bzw. Lauge.

$$(H) + (HW) \xrightarrow[\text{oder Baseeinwirkung}]{\text{unter Säure-}} (H) + (H) + (W)$$

2. Inaktivierung der Indolylessigsäure und des Endospermwuchsstoffes durch Scutellumbrei oder alkoholischen Hemmstoffextrakt.

$$(H) + (HW) + W \longrightarrow (HW) + (HW)$$

3. Spaltung der inaktivierten Indolylessigsäure durch Säure oder Lauge:

a) $(H) + (HW) + W \longrightarrow (HW) + (HW)$;

b) $(HW) + (HW) \xrightarrow[\text{oder Baseeinwirkung}]{\text{unter Säure-}} (H) + (H) + (W) + (W)$

Diese Ergebnisse verlangen mit Notwendigkeit eine andere Darstellung der Vorgänge im Gramineenscutellum als die bisher in der Literatur aufgezeigten.

V. Zur Aktivierung des inaktiven Wuchsstoffes in der Koleoptile.

Nachdem die voraufgegangenen Versuche die Existenz eines reversibel iWS im Scutellum nachgewiesen haben, soll im folgenden der Beweis erbracht werden, daß die Gramineenkoleoptile als Ort seines Abbaues anzusehen ist. Voss (1939), Funke und Söding (1948) weisen bereits darauf hin, daß *Avena*-Koleoptilzylinder nur dann befähigt sind, iWS zu aktivieren, wenn sie im Besitz ihrer physiologischen Spitze sind.

Da wir zeigen konnten, daß der aus dem Maisscutellum gewonnene iWS sich durch hydrolytische Spaltung aktivieren läßt, nahmen wir für die Koleoptilspitze der Gramineen eine Hydrolase an, die dort diesen Vorgang katalysiert. Beim Zerreiben von Koleoptilspitzen müßte dieses hier postulierte Ferment frei werden und, zu HS-Extrakt gegeben, seine abbauende Wirkung entfalten, damit so eine inaktivierende Wirkung des HS hinsichtlich des WS der *Avena*-Koleoptile ausgeschaltet würde. Diese Überlegung schließt ein, daß entweder der WS der Koleoptile identisch ist mit dem des Endosperms — was v. Guttenberg und Lehle-Jörges (1947) bestreiten, da es ihnen nicht gelang, *Avena*- und *Zea Mays*-Koleoptilen durch Alkalibehandlung WS zu entziehen — oder, daß der HS des Scutellums in der Lage ist, auch ein anderes Auxin denn IES zu inaktivieren.

In unseren Versuchen gingen wir so vor, daß wir 20—30 *Avena*-Koleoptilspitzen mit einer Länge von 2—3 mm zerrieben und dann den so erhaltenen Brei:

1. 24 Std mit 6 cm³ HS-Extrakt bei Zimmertemperatur,
2. 24 Std mit 6 cm³ Aqua bidest. bei Zimmertemperatur

versetzten. Nach erfolgter Einwirkung kam die vorsichtig dekantierte überstehende Flüssigkeit zum Test. In einem dritten Versuch wurde der Koleoptilspitzenbrei vor dem Versetzen mit HS-Extrakt 15 min gekocht. Die Tabellen 11 und 12 bringen die Versuchsergebnisse.

Die wachstumshemmende Wirkung des HS-Extraktes geht unter Einwirkung von Koleoptilspitzenbrei in 24 Std restlos verloren. Die Hemmung in der Verdünnungsstufe 10^{-0} ist, wie die Wachstumswerte in den weiteren Verdünnungsstufen zeigen, auf aktiven WS zurückzuführen. Der Vorgang des HS-Abbaues ist höchstwahrscheinlich

Tabelle 11. *Nachweis des HS-Abbaues durch die Koleoptilspitze.*

Verdünnungsstufen	10^{-0}	10^{-1}	10^{-2}	10^{-3}	10^{-5}
Wachstumswerte der Kressewurzeln in HS-Extrakt + Koleoptilspitzenbrei	−27,5	+19,2	+9,4	±0,0	±0,0
Wachstumswerte der Kressewurzeln in HS-Extrakt	−74,4	−26,6	−10,1	±0,0	±0,0

Die Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

Tabelle 12. *Nachweis eines enzymatischen Abbaues des HS durch Avena-Koleoptilspitzenbrei.*

Verdünnungsstufen, in denen getestet wurde	Hemmstoffextrakt	Avena-Koleoptilspitzenbrei + Hemmstoffextrakt	Avena-Koleoptilspitzenbrei	Avena-Koleoptilspitzenbrei gekocht + Hemmstoffextrakt
10^{-0}	−70,0	−35,3	−35,0	−67,2
10^{-1}	−23,0	+12,4	+14,5	−25,7
10^{-2}	± 0,0	+ 4,4	± 0,0	± 0,0
10^{-3}	± 0,0	± 0,0	± 0,0	± 0,0
10^{-5}	± 0,0	± 0,0	± 0,0	± 0,0

Die aufgeführten Werte sind in Prozent errechnet, die Wasserwerte gleich 100 gesetzt.

enzymatischer Natur, da gekochter Koleoptilspitzenbrei keinen Abbau des HS auslöst (vgl. Tabelle 12, Spalte 2 mit 4).

Ob der Abbau des HS als eine Zerstörung desselben zu denken ist, kann nicht entschieden werden, man könnte sich auch vorstellen, daß der Abbau einer Inaktivierung des HS durch ein Enzymsystem gleichkommt, etwa dadurch, daß die ihm eigene Wirkgruppe, die sonst mit dem WS reagieren kann, so in ein Protein eingebaut wird, daß sie unwirksam wird. Eine Koagulation des Eiweißes durch Kochen würde dann die Reaktivierung des HS bedeuten.

Der Umstand, daß in Versuch 3, in dem das aktivierende Ferment durch Erhitzen abgebaut wurde, genau wieder die HS-Werte zutage treten, liegt wohl an der Zerstörung des in geringer Konzentration vorliegenden Koleoptil-WS, der ebenfalls das Kochen nicht verträgt. WILDMAN und BONNER (1948) identifizierten ihn mit Hilfe der photometrischen Methode als IES. Diese aber verträgt nach RUGE (1947) in reiner Form und in geringer Konzentration vorliegend nur ein Erwärmen bis auf höchstens 40° C.

Die Trennung von HS und WS in der Koleoptile während des normalen Wachstums der Pflanze ist wahrscheinlich ein hydrolytischer Vorgang, wenn HS und WS miteinander verestert sind, dann ist nach den zuletzt besprochenen Ergebnissen das Enzym, welches die beiden Wirk-

stoffe trennt, indem es den HS unwirksam macht und damit den WS in Freiheit setzt, als eine Hydrolase anzusprechen. Ein solches Enzym ist in den basalen Teilen der Koleoptile wohl nicht wirksam. Diese Annahme würde das Ergebnis von Versuchen erklären, die mit intakten *Avena*-Koleoptilen durchgeführt wurden, denen einseitig HS-haltige Agarplättchen angeklebt worden waren. Diese Koleoptilen zeigten nämlich nach 5—6 Std der Einwirkung deutliche positive Krümmungen, die die örtliche Inaktivierung des WS anzeigten. Solche Krümmungen traten in Versuchen von Voss (1939) schon nach 2 Std auf, wenn er Koleoptilzylindern oder entsamten intakten Koleoptilen durch seitliches Ansetzen einer HS-haltigen Paste HS zuführte. Sie gingen aber nach 10 Std in eine negative Krümmung über, die von einer zweiten positiven gefolgt wurde.

D. Diskussion.

Die vorliegenden Untersuchungen dienten der Erforschung des Verhältnisses zweier im Maisscutellum vorkommender Stoffe, des iWS und des HS zueinander. Die Existenz solcher Stoffe wurde schon von Voss (1939) erkannt und durch die Versuche von Funke (1943) und Funke und Söding (1948) bestätigt. Bezüglich der Eigenschaften des HS wie des iWS konnten wir gleich ihnen zeigen, daß diese Stoffe sowohl H_2O_2- als auch hitzebeständig sind und sich insbesondere durch Äthylalkohol aus dem Scutellumgewebe extrahieren lassen. Wir konnten ferner nachweisen, daß sich der HS, im Extrakt vorliegend, über mehrere Tage erhält, daß er fettunlöslich und gegen Säure und Lauge beständig ist. Die Tatsache, daß er, wie die Kataphoreseversuche es wahrscheinlich machen, ine Nichteiweiß ist, schaltet aus, daß der iWS des Maisscutellums dem amerikanischen „bound auxin" und auch dem von Tang und Bonner (1947) für etiolierte Erbsenkeimlinge geforderten, bzw. dem von Moewus (1948) für die Kartoffelknolle beschriebenen proteingebundenen WS gleichkommt. Der iWS des Maisscutellums konnte durch die Vorversuche als reversibel inaktiv erkannt werden. Er muß nach den vorliegenden Versuchsergebnissen ein durch den HS inaktivierter Endosperm-WS sein. So erklärt sich der von Funke (1943) geforderte und von Funke und Söding (1948) bewiesene Zusammenhang zwischen iWS und HS. Die Aktivierung des im Scutellum inaktivierten WS des Endosperms erfolgt, wie die in Abschnitt C V aufgeführten Versuche zeigen, in der Koleoptile. Sie kann als ein fermentativer Vorgang angesehen werden. Diese mögliche Erklärung der WS-Aktivierung stimmt überein mit den Versuchsergebnissen von Voss (1939) und Funke (1943). Voss, wie Funke geben in ihren Arbeiten an, daß das Wachstum von *Avena*-Koleoptilzylindern, denen durch Auflegen von Scutellumgewebestücken iWS zugeführt wird, nach einer anfänglichen Hemmung den

Kontrollzylindern gegenüber, eine Förderung erfährt. Sie machten beide die Regeneration der physiologischen Spitze für den Umschlag der Hemmung in die Förderung verantwortlich. Nach unseren Ergebnissen ist die Koleoptilspitze und nach Dekapitation die regenerierte physiologische Spitze die Trägerin des Fermentsystems für den enzymatischen Abbau des iWS. Diese Ansicht wird ferner durch Versuche von Funke mit 20 Std alten Zylindern gestützt. Alte Zylinder im Gegensatz zu den frischen reagieren mit einer sofortigen Wachstumsförderung nach Auflegen der Scutellumgewebestücke, so, wie nach Voss frische Zylinder mit aufgelegten Endospermstückchen reagieren. Offensichtlich konnten die alten Zylinder, bei denen die Regeneration der physiologischen Spitze abgeschlossen war, sofort mit dem enzymatischen Abbau des iWS beginnen. Diese Ansicht wird auch von Funke und Söding (1948) vertreten.

Da, wo Funke und Voss in ihren oben zitierten Versuchen anstatt der Gewebestücke Wollfettpasten oder Agarwürfel, die alkoholischen Scutellumextrakt enthielten, verwendeten, erzielten sie die gleichen Ergebnisse. Diese wurden auch durch vorausgegangene H_2O_2-Behandlung des alkoholischen Scutellumextraktes nicht geändert. Nur in je einem Fall kam es bei Funke wie bei Voss vor, daß die jedesmal zu Beginn des Versuches beobachtete Hemmung erhalten blieb und nicht in eine Förderung überging. Diese Beobachtung ist vielleicht so zu erklären, daß durch unvorsichtiges Arbeiten eine Spur von H_2O_2 in der benutzten Paste bzw. dem Agarblöckchen zurückblieb, die die Hemmung hervorrief. Ähnliches beobachteten wir beim Kressetest. Dort verursachte eine Spur von H_2O_2, die durch unvollständiges Abdampfen verblieben war, sofort eine 100%ige Hemmung des Kressewurzelwachstums.

Die Feststellung von Voss, daß die Aktivierungsfähigkeit der Zylinderzellen mit dem Altern der Zellen abnimmt, steht in direktem Gegensatz zu den Ergebnissen von Funke, die sie bei Versuchen mit 20 Std alten Zylindern erhielt. Hierbei ergab sich im Gegenteil, wie bereits oben angeführt wurde, eine bessere und schnellere Aktivierung des aus dem Scutellum gewonnenen iWS. Inwieweit die Theorie von Voss durch die Versuche von Funke hinfällig wurde, mag dahingestellt bleiben. Unsere eigenen Versuchsergebnisse sprechen entschieden für die Beobachtungen von Funke.

Übereinstimmung der Ergebnisse findet sich wiederum bei Versuchen vor, die Voss und Funke mit invers gestellten, frisch geschnittenen Zylindern durchführten. Auf die Basalseite solcher Zylinder legte Voss Scutellumgewebestücke, Funke Agarwürfel mit alkoholischem Scutellumextrakt, der in einem Fall noch mit H_2O_2 behandelt worden war. Von zwei Versuchen, in denen geringe Förderungen gemessen wurden, abgesehen, traten in allen anderen Fällen nur Hemmungen ein. Wir sehen den Grund für das Auftreten der Hemmungserscheinungen darin,

daß sie einerseits durch den iWS hervorgerufen werden, andererseits wohl auch mitbedingt sind durch eindiffundierenden HS, der, da er in den basalen Zellen nicht abgebaut werden kann, Koleoptil-WS inaktiviert. Zur weiteren Stütze unserer aus eigenen Versuchen gewonnenen Erkenntnisse diene die Auseinandersetzung mit einem Versuch von Voss, den dieser am *Avena*-Krümmungstest durchführte. Setzte er an entsamte Koleoptilen von aktivem WS freie Scutellumpasten seitlich an, dann beobachtete er nach 2 Std positive Krümmungen, die nach 10 Std zurückgingen, um nach weiteren 10 Std wieder zu erscheinen, gefolgt von negativen Krümmungen am Basalteil der Koleoptile. Voss sieht in dem Rückgang der positiven Krümmung ein Sichaufheben von zwei Wirkungen, nämlich der des wachstumsfördernden WS der Koleoptile und der des HS des Scutellums. Ersterer komme erst später in der Koleoptile zur Auswirkung, wandere dann basipetal und verursache die negative Krümmung; die darauf erfolgende zweite positive Krümmung komme dadurch zustande, daß der HS nun wieder allseitig ungehindert diffundieren könne. Dieser Ansicht entsprechen auch unsere Versuchsergebnisse. Es ist auch unsere Meinung, daß die erste positive Krümmung durch den HS verursacht wird, und zwar bindet er den Koleoptil-WS der Seite ab, der die Paste aufsitzt, so daß hier die die positive Krümmung bedingende Wachstumshemmung eintritt. Der so gebildete wie auch der mit dem HS eindringende iWS des Scutellums wird sodann abgebaut, und der frei werdende WS ruft basal die negative Krümmung hervor. Da noch nicht entschieden werden kann, ob der HS beim Vorgang der WS-Reaktivierung in der Koleoptile vollständig abgebaut oder nach seiner Trennung vom WS nur inaktiviert wird, kann die zweite positive Krümmung sowohl durch bei der Reaktivierung frei werdenden, als auch durch weiter in die Koleoptile aus der Scutellumpaste eindringenden HS verursacht sein. Vergleichen wir das, was wir über die Vorgänge der Versuche aussagten, die mit dem Zylindertest geprüft wurden, mit dem zuletzt Gesagten, so finden wir eine wesentliche Übereinstimmung beider Aussagen.

Die Behauptung von Voss: „Durch den HS wird die Reaktionsfähigkeit (gemeint ist die der Zellen) auf WS herabgesetzt" steht unserer Ansicht über die Wirkungsweise des HS entgegen. Unseres Erachtens steht der HS vielmehr in erster Linie direkt zum WS in Beziehung und wirkt ihm nicht über die Zellen antagonistisch entgegen. Sowohl in der Wurzel und im Scutellum, als auch da, wo HS in die Koleoptile gelangt, erfolgt eine Inaktivierung des WS durch unmittelbare, jedoch reversible Bindung des letzteren an den HS. Eine solche Bindung schließt eine additive Wirkung von HS und WS aus.

Auch die von Voss geforderte HS-Zunahme im Scutellum proportional der Quelldauer stimmt mit unseren Versuchsergebnissen nicht

überein. Schon ein Vergleich der in seiner Arbeit aufgeführten Tabelle 9 mit der Tabelle 11 lehrt uns, daß ungequollene Maiskörner in ihren Scutellen mehr HS enthalten als 1 bzw. 3 Tage gekeimte. Wenn sich nun trotzdem herausstellte, daß Scutellumpaste von 3 Tage gekeimten Maiskörnern eine stärkere Hemmwirkung im Test hervorruft als solche aus 1 Tag gekeimten Körnern, so kann dies auf einer Zunahme der Hemmwirkung des nun vermehrt vorliegenden iWS beruhen. Die Hemmwirkung des iWS tritt offensichtlich im Zylindertest früher in Erscheinung als im Kressewurzeltest, wie wir oben schon zeigten. Worauf sie beruht, läßt sich zur Zeit noch nicht sagen.

Wie unsere in Abschnitt C III aufgeführten Versuche beweisen, läßt sich der Vorgang der WS-Aktivierung, der in vivo als ein fermentativer in der Koleoptilspitze erfolgt, in vitro durch Alkali- und Säurehydrolyse nachahmen. Mit Hilfe heißer HCl gelang es Funke und Söding (1948) aus zerriebenen Haferkoleoptilen, mit heißer CH_3COOH mit einem p_H von 4,5, Berger und Avery (1944) aus Maisextrakt, v. Guttenberg und Lehle-Jörges (1947) durch Kochen von Mono- und Dikotylensamen mit HCl WS in Freiheit zu setzen. Die Möglichkeit einer WS-Aktivierung durch Alkalihydrolyse diskutieren Avery, Berger, Shalucha (1941) und Avery und Berger (1944) bei reifem Mais, Haagen-Smit und Mitarbeiter (1946) bei unreifem Mais, Haagen-Smit und Mitarbeiter (1942) bei Weizen und v. Guttenberg und Lehle-Jörges (1947) in der oben zitierten Arbeit. Die Verfasser stellten aus den Körnern Extrakte her, die sie einer Behandlung mit Alkali unterwarfen. Der p_H dieser Alkalibehandlung wird für Mais mit 9,7, für Weizen mit 10,5 angegeben. Die Dauer der Einwirkung wurde in Abhängigkeit von der Temperatur gewählt, bei hoher Temperatur (bis zu 100° C) betrug sie nur kurze Zeit, bei Zimmertemperatur längere Zeit (bis 48 Std). Unsere Versuchsergebnisse bestätigen diese Angaben.

Da bei unseren in vitro durchgeführten Versuchen der HS mit reiner IES in gleicher Weise reagierte wie mit Endosperm-WS, erhebt sich die Frage, ob der das Streckungswachstum der Gramineenkoleoptile regulierende WS chemisch gesehen IES ist. Sie wurde von Wildman und Bonner (1948) dahingehend beantwortet, daß der in den von ihnen untersuchten *Avena*-Koleoptilen vorliegende WS zum größten Teil, wenn nicht sogar in seiner Gesamtheit IES ist. Im Gegensatz zu diesen letzten Erkenntnissen steht die Meinung von v. Guttenberg und Lehle-Jörges (1947), die nach wie vor an der Existenz eines von Heteroauxin unterschiedenen Auxins a in der Gramineenkoleoptile festhalten. Dabei sehen sie die Rolle des Heteroauxins als die eines Katalysators des C_4-Säuresystems der Atmung und damit zugleich als eines indirekten Katalysators der Auxin-a-Bildung. Seine Inaktivierung soll zur Zeit der Samenruhe durch ein Eiweiß erfolgen, das dann später wieder

enzymatisch abgebaut werden kann. Für die Inaktivierung des Auxins a fordern sie ein Nichteiweißsystem, das das Auxin apolar transportabel macht. Es soll in der Koleoptile abgebaut werden. Sein Aufbau ist noch unbekannt. Von Guttenberg (1949) weist in seinem Referat über neu erschienene Arbeiten aus dem Gebiet der WS-Forschung noch einmal ausdrücklich auf die Existenz *beider* WS hin und sieht in der polaren Wanderungsfähigkeit des Auxins a und dem apolaren diffus Sichverteilen des Heteroauxins ihr spezifisches voneinander Unterschiedensein. Dem Auxin a allein spricht er die Regulation des Membranwachstums zu, dem Heteroauxin dagegen einen Einfluß auf Atmungsprozesse. Andererseits aber wiederum glaubt er an die Möglichkeit, daß der „vom Endosperm her aufsteigende Stoff eine gebundene inaktive Form der IES" ist. Er sagt wörtlich: „Ob und wie diese Substanz in der Koleoptile umgewandelt wird, bleibt vorläufig unbekannt, doch ist es sehr wohl möglich, daß die von Bonner gefundenen Enzyme dabei eine Rolle spielen".

Den Gedanken der Proteingebundenheit des Heteroauxins vertreten auch Skoog und Mitarbeiter (1942), Moewus (1948) und Larsen schon (1936 und 1939/40) allerdings nicht für Gramineen, sondern für die grünen Teile der Pflanze bzw. die Kartoffelknolle. Auch die Inaktivierung der IES durch ein Fe-haltiges Protein, wie sie Tang und Bonner 1947 für etiolierte Erbsenkeimlinge beschreiben, kann nicht ohne weiteres auf die Gramineen übertragen werden.

Da es seit Kögl nicht mehr gelang, Auxin a chemisch darzustellen, gewinnt immer mehr die Ansicht Boden — wie sie Bonner und seine Mitarbeiter vertreten —, daß der WS der höheren Pflanze allein die IES ist. Ob es sich dabei immer um die reine IES handelt oder um ein Umwandlungsprodukt derselben — es wäre z. B. denkbar, daß in der Pflanze irgendwelche organischen Reste des HS an die Säure angelagert werden, und hier könnte vielleicht auch der Ansatzpunkt liegen für die Klärung der Frage, ob wir in der Tat zwischen einem Auxin a und einem Heteroauxin unterscheiden müssen, oder ob das Auxin a nicht vielmehr als eine uns noch unbekannte Darstellungsform des Heteroauxins anzusehen ist —, ist physiologisch-chemisch gesehen, unbedeutend. Es kommt wahrscheinlich nur darauf an, daß die COOH-Gruppe im WS-Molekül als Wirkgruppe in ihrem vollen Umfang erhalten bleibt.

Wie soll man sich eine Bindung zwischen WS und HS vorstellen? Da sich der iWS hydrolytisch spalten läßt, liegt der Gedanke an eine Esterbindung ($R \cdot CO — O \cdot R$) zwischen HS und WS nahe. Dann würde unter H_2O-Abspaltung die COOH-Gruppe der IES mit einer OH-Gruppe des HS reagieren, d. h. man hätte sich den HS als einen organischen Stoff, über dessen chemische Struktur sich vorläufig im einzelnen nichts aussagen läßt, mit einer reaktionsfähigen OH-Gruppe vorzustellen. Diese

Vorstellung wird gestützt durch den in Abschnitt C V geführten Beweis des fermentativen Abbaues des iWS in der Koleoptile. Die hydrolytische Spaltung von Esterbindungen durch Esterasen ist bekannt. Eine hydrolytische Spaltung des iWS durch Säure bzw. Alkali wäre demnach die Nachahmung des Spaltungsvorganges in der Koleoptile in vitro. Durch das Hinzufügen von Säure bzw. Alkali zum iWS wird wahrscheinlich das Gleichgewicht: $\frac{WS \cdot HS}{iWS \cdot H_2O} = K$, welches in Analogie zu dem des Esters, nämlich: $\frac{\text{Säure} \cdot \text{Alkohol}}{\text{Ester} \cdot \text{Wasser}} = K$ gedacht ist, in der Weise gestört, daß sich im Fall einer Alkalieinwirkung ein neues Gleichgewicht zwischen dem WS mit seiner COO^--Gruppe und dem Kation des Alkalis herstellt $\left(\text{z. B. } \frac{(COO^-) \cdot (Na^+)}{(COONa)}\right)$. Dadurch wird dann das ursprüngliche Gleichgewicht in dem Sinn verschoben, daß eine Esterspaltung erfolgt, d. h. weiterer WS frei wird. Im Fall der Einwirkung der Säure würde die oben geforderte Esterspaltung, die gleichbedeutend ist mit einer WS-Aktivierung, durch ein neues Gleichgewicht erzwungen, bei dem der positiv geladene organische HS-Rest zu dem Säureanion in Beziehung tritt $\left(\text{z. B. } \frac{(R^+) \cdot (Cl^-)}{(RCl)}\right)$. Sicher sind die Vorgänge in Wirklichkeit komplizierter. Sie werden höchstens dem Prinzip nach diesem Versuch, sie darzustellen, entsprechen.

Die WS-Aktivierung in den Gramineenkoleoptilen läßt sich zusammenfassend wie folgt darstellen. Die Regulation des Streckungswachstums des jungen Keimlings erfolgt durch einen Reserve-WS des Endosperms. Dieser gelangt mit der Keimung ins Scutellum und wird dort inaktiviert. Diese Inaktivierung ist wahrscheinlich eine Verbindung des WS des Endosperms mit dem im Scutellum sich vorfindenden HS zu einem Ester = dem iWS, der mit geringer wachstumshemmender Wirkung in die Koleoptile wandert. Er wird dann in der Koleoptilspitze enzymatisch abgebaut, wobei WS frei wird. Das hierbei wirksame Ferment kann eine Esterase sein. Der freie WS schaltet sich regulierend in das Streckungswachstum ein, während der HS abgebaut oder inaktiviert wird. Die aus unseren Versuchen gewonnenen Erkenntnisse bedingen, daß wir anstatt des von FUNKE und SÖDING (1948) geforderten Antagonismus zwischen WS und HS ein Gleichgewichtssystem setzen, in dem das Miteinander und nicht das Gegeneinander dieser beiden Stoffe das Streckungswachstum bei der Gramineenkeimung reguliert.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Im Kressetest nach MOEWUS wurde eine Möglichkeit gesehen, dem Zusammenwirken von HS, WS und iWS im Maisscutellum und in der Koleoptile näherzukommen.

2. Durch Kataphorese ist der HS Maisscutellen zu entziehen. Er wandert dabei zur negativen Elektrode.

3. Der HS des Maisscutellums löst sich von den untersuchten organischen Lösungsmitteln am besten in Äthylalkohol. Er ist jedoch auch wasser-, äther- und chloroformlöslich. Aus einer wäßrigen Lösung läßt er sich mit organischen Lösungsmitteln nicht mehr entziehen. Er ist lipoidunlöslich. Die von Voss und FUNKE bewiesene H_2O_2-Beständigkeit des HS und seine Hitzebeständigkeit nach FUNKE und SÖDING wurden bestätigt, ebenso seine Unempfindlichkeit gegen Säure und Lauge.

Ein mit organischen Lösungsmitteln aus Scutellum gewonnener HS behält in wäßriger Lösung über 8 Tage seine wachstumshemmende Wirkung auf die Kressewurzeln bei. Ein durch Kataphorese gewonnener HS dagegen verliert sie nach einigen Tagen.

4. Da der HS bei der Kataphorese durch ein Ultrafeinstfilter, das undurchlässig ist für Kongorot und Eiweiß, hindurchwandert, ist er wahrscheinlich kein Eiweiß, wenigstens nicht von erheblicher Molekülgröße.

5. Der HS des Maisscutellums ist befähigt, sowohl Endosperm-WS als auch IES zu inaktivieren. Dabei addieren sich HS und WS nicht in ihrer Wirkung auf das Wachstum der Kressewurzeln. Der HS inaktiviert somit den WS, indem er mit ihm einen neuen Stoff, nämlich den iWS bildet.

6. Der iWS übt wie der HS auf das Wachstum der Pflanze eine Hemmwirkung aus, die jedoch bedeutend geringer ist als die des HS. Er läßt sich durch Alkali- und Säurehydrolyse in aktiven WS überführen. Ein in vitro hergestellter inaktiver WS — durch Zusammengeben von HS-Extrakt und IES — kann in der gleichen Weise reaktiviert werden.

7. Zerriebene *Avena*-Koleoptilspitzen vermögen den HS des Maisscutellums fermentativ abzubauen. Der Aktivierungsvorgang des WS in der Koleoptilspitze der Gramineen ist daher mit hoher Wahrscheinlichkeit ein enzymatischer Prozeß. Das wirksame Ferment kann eine Hydrolase (Esterase) sein. Der WS, der bei diesem Abbau entsteht, muß, da er aus dem reversibel iWS des Scutellums hervorgeht, als mit dem Endosperm-WS verwandt, vielleicht sogar identisch angesehen werden.

8. Eine neue Darstellung von den Vorgängen der WS-Inaktivierung und -aktivierung im Gramineenkeimling auf Grund der Versuchsergebnisse wird diskutiert.

Herrn Priv.-Dozent Dr. R. POHL danke ich für die Stellung des Themas wie für die vielerlei Anregungen, die er mir bei der Durchführung der Arbeit gab. Herrn Prof. H. WEYLAND und Herrn Prof. J. STRAUB bin ich für die Gestellung von Arbeitsplatz und -material im Botanischen Institut der Universität zu Köln zu Dank verpflichtet.

Literatur.

AVERY, G. S. jr., J. BERGER and B. SHALUCHA: The total extraction of free auxin and auxin precursor from plant tissue. Amer. J. Bot. **28**, 596 (1941). — Total auxin extraction from wheat. Amer. J. Bot. **29**, 612 (1942). — BERGER, J., and G. S. AVERY jr.: Isolation of an auxin precursor and an auxin (indoleacetic acid) from maize. Amer. J. Bot. **31**, 199 (1944). — Chemical and physiological

properties of Maize auxin precursor. Amer. J. Bot. **31**, 203 (1944). — Funke, H.: Über Hemm- und Wuchsstoffe des keimenden Maiskorns. Jb. Bot. **91**, 54 (1943). — Funke, H., u. H. Söding: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem der Haferkoleoptile und der Kartoffelknolle. Planta (Berl.) **36**, 341 (1949). — Guttenberg, H. v.: Wachstum und Bewegung. Fortschr. Bot. **12** (1949). — Guttenberg, H. v., u. E. Lehle-Jörges: Über das Vorkommen von Auxin und Heteroauxin in ruhenden und keimenden Samen. Planta (Berl.) **35**, 281 (1947). — Haagen-Smit, A. J., W. B. Dandliker, S. H. Wittwer and A. E. Murneek: Isolation of 3-indoleacetic acid from immature corn kernels. Amer. J. Bot. **33**, 118 (1946). — Haagen-Smit, A. J., W. D. Leech and W. R. Bergren: The estimation, isolation and identification of auxins in plant materials. Amer. J. Bot. **29**, 500 (1942). — Hemberg, T.: Studies of auxins and growth inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest period. Acta Horti Bergiani (Uppsala) **14**, 133 (1947). — Larsen, P.: Über einen Wuchsstoff inaktivierenden Stoff aus Phaseoluskeimlingen. Planta (Berl.) **25**, 311 (1936). — Untersuchungen über den thermolabilen Wuchsstoff-oxydierenden Stoff in Phaseoluskeimlingen. Planta (Berl.) **30**, 160, 673 (1939/40). — Indoleacetaldehyd as a growth hormon in higher plants. Dansk Botanisk Ark. (Res botanicae danicae) **11**, Nr 9 (1944). — Neutral auxins. Nature (Lond.) **159**, 842 (1947). — Linser, H.: Über den Einfluß von Pflanzenextrakten auf das Streckungswachstum, Wurzel- und Sproßbildung bei Pflanzen. Österr. bot. Z. **95**, 96 (1948). — Moewus, F.: Gebundener und freier Wuchsstoff in der Kartoffelknolle. Z. Naturforschg **3b**, 135 (1948). — Ein neuer quantitativer Test für pflanzliche Wuchsstoffe. Naturwiss. **35**, 124 (1948). — Der Kressewurzeltest, ein neuer quantitativer Wuchsstofftest. Biol. Z. **68**, 118 (1949). — Die Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kressewurzel. Biol. Z. **68**, 58 (1949). — Overbeek, J. van: Growth regulating substances in plants. Annual Rev. Biochem. **13**, 631 (1944). — Overbeek, J. v., G. Davila Olivo and E. M. Santiago de Vasquez: A rapid extraction method for free auxin and its application in geotropic reactions of bean seedlings and sugar cane nodes. Bot. Gaz. **106**, 440 (1945). — Pätau, F.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel.) Biol. Z. **63**, 152 (1943). — Pohl, R.: Die Abhängigkeit des Wachstums der *Avena*-Koleoptile und ihrer sog. Wuchsstoffproduktion vom Auxingehalt des Endosperms. Planta (Berl.) **25**, 720 (1936). — Pohl, R., u. B. Tegethoff: Der Hemmstoff des Maisscutellums, ein Wuchsstoffinaktivator. Naturwiss. **36**, 319 (1949). — Raadts, E.: Über den Einfluß der Ascorbinsäure auf die Auxinaktivierung. Planta (Berl.) **36**, 103 (1948). — Ruge, U.: Übungen zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Pflanze. Berlin u. Göttingen 1947. — Skoog, F., Ch. L. Schneider and P. Malan: Interactions of auxins in growth and inhibition. Amer. J. Bot. **29**, 563 (1942). — Tang, Y. W., and J. Bonner: The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. I. Some characteristics of the encym contained in pea seedlings. Arch. of Biochem. **13**, 11 (1947). — Thimann, K. V., F. Skoog and A. C. Byer: The extraction of auxin from plant tissues. II. Amer. J. Bot. **29**, 598 (1942). — Voss, H.: Nachweis des inaktiven Wuchsstoffes, eines Wuchsstoffantagonisten und deren wachstumsregulatorische Bedeutung. Planta (Berl.) **30**, 252 (1939). — Wildman, S. G., and S. A. Gordon: The release of auxin from isolated leaf proteins of spinach by enzymes. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **28**, 217 (1942). — Wildman, S. G., M. G. Ferri and J. Bonner: The enzymatic conversion of tryptophan to auxin by spinach leaves. Arch. of Biochem. **13**, 131 (1947). — Wildman, S. G., and J. Bonner: Observations on the chemical nature and formation of auxin in the *Avena* coleoptile. Amer. J. Bot. **35**, 740 (1948).

Dr. Bertha Tegethoff, Köln-Klettenberg, Wichterichstr. 20.

Planta, Bd. 38, S. 683—741 (1951).

WUCHS- UND HEMMSTOFFE IN DER KNOLLE UND IM KRAUT GESUNDER UND ABBAUKRANKER KARTOFFELPFLANZEN.

Von

GABRIELE BAUMEISTER.

Mit 48 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Oktober 1950.)

I. Einleitung.

Seit RAMSHORN (1937) damit begann, die Wuchsstoffuntersuchungen auch auf das Gebiet der Kartoffelknolle auszudehnen, ist diese häufig auf ihren Gehalt an wachstumsfördernden und -hemmenden Substanzen untersucht worden. Dabei konnten bisher folgende Wuchs- und Hemmstoffe festgestellt werden:

A. Wuchsstoffe.

1. Auxin a. BOYSEN JENSEN (1940/41) konnte es als einen Bestandteil des Wuchsstoffes, den er aus Kartoffelschalen extrahierte, bestimmen. Auch FUNKE-SÖDING (1948) identifizierten einen Teil des Knollenwuchsstoffes als Auxin a. Bei einer Untersuchung des Extraktes aus Kartoffelstücken hatte HEMBERG (1944) einen geringen Gehalt an Auxin a feststellen können.

2. Ein weiterer *saurer Wuchsstoff*, der nach HEMBERG (1947) wahrscheinlich β-Indolyl-Essigsäure ist. Er soll den größten Teil des Wuchsstoffes der Kartoffelknolle ausmachen. Dieser Meinung schließt sich auch MOEWUS (1948) an, der das Heteroauxin als den „natürlichen Wuchsstoff der Kartoffelknolle" bezeichnet.

3. Ein *neutraler Wuchsstoff*, der ein Aldehyd ist. HEMBERG (1947) hält ihn für den Aldehyd der β-Indolyl-Essigsäure und sieht in ihm ein Zwischenglied zwischen dem „gebundenen" Auxin und der β-Indolyl-Essigsäure.

4. *Antiauxin*, eine inaktive Form des Wuchsstoffes, die aber als Hemmstoff wirken kann, wie FUNKE-SÖDING (1948) zeigten. Dieses Antiauxin wurde auch von MEYER (1950) nachgewiesen.

B. Hemmstoffe.

1. Ein *saurer Hemmstoff*.

2. Ein *neutraler Hemmstoff*. Beide Stoffe konnte HEMBERG (1949) aus dem Extrakt von Kartoffelschalen gewinnen. Sie sind äther- und wasserlöslich. Ihr Vorkommen in anderen Teilen der Kartoffelknollen wurde jedoch nicht untersucht.

3. Ein *Hemmstoff*, der gegen H_2O_2 empfindlich ist und teilweise auch gegen HCl, wurde von MEYER (1950) vermutet. Ob es sich hierbei um 1 oder um 2 Hemmstoffe handelt, konnte noch nicht geklärt werden. Ebenso steht die Frage nach der Identität dieser Stoffe mit den von HEMBERG gefundenen noch aus.

Meine Arbeit hatte sich das Ziel gesetzt, die bisher gefundenen Ergebnisse zu bestätigen und weiter auszubauen. Dabei interessierten besonders die verschiedenen Hemmstoffe und das Antiauxin. Eine gleichzeitige Untersuchung von gesundem und krankem Testmaterial

sollte den Einfluß des Virusbefalls auf die einzelnen Wachstumskomponenten sichtbar machen.

Über diesen Aufgabenbereich hinaus wurde die Arbeit auch auf das Kartoffelkraut ausgedehnt, das bei früheren Arbeiten mehr oder weniger unberücksichtigt blieb. JAHNEL (1937 und 1939) und LUCAS (1939) hatten nur allgemein einen Überblick über die Verteilung des Wuchsstoffes in den krautigen Teilen gesunder und kranker Kartoffelpflanzen gebracht. Die Arbeit FUNKE-SÖDING (1941) befaßte sich vor allem mit Plastizitätsuntersuchungen der Blattstengel. Eine nähere Untersuchung der einzelnen Wuchsstoffaktoren stand jedoch noch aus. Es war daher von Interesse zu sehen, ob sich die bei der Knolle gefundenen Verhältnisse auch auf das Kraut übertragen ließen.

Meine Arbeit wurde von Herrn Prof. Dr. H. SÖDING, angeregt, der mir bei der Durchführung der gestellten Aufgaben mit seinem Rat stets zur Seite stand. Ferner danke ich den Herren Prof. Dr. S. STRUGGER und Prof. Dr. E. SCHRATZ (Münster) für den im dortigen Botanischen Institut gewährten Arbeitsplatz und die Erlaubnis zur Anzucht meiner Versuchspflanzen im botanischen Garten.

II. Material und Methodik.

Die Versuche wurden während des Zeitraumes von Februar 1947 bis Oktober 1948 im Laboratorium des Botanischen Institutes und in einem Arbeitsraum des botanischen Gartens der Universität Münster durchgeführt. Die Versuchsbedingungen waren in beiden Räumen annähernd gleich.

Es wurden die Knollen der Kartoffelsorte „Ackersegen" untersucht, die sich durch besondere Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten und hohe Ertragsleistungen auszeichnet (GEYER 1941). Das Material erhielt ich durch die freundliche Vermittlung von Herren Oberregierungsrat Dr. KÖHLER, Leiter des Botanischen Instituts für Virusforschung der Biologischen Zentralanstalt in Celle. Die gesunden Knollen waren Hochzucht und stammten vom Züchter selbst. Die kranken Knollen — eindeutig blattrollkrank — waren auf dem Versuchsfeld der Biologischen Zentralanstalt geerntet worden. Um jedoch in bezug auf den Gesundheitszustand der von mir untersuchten Knollen ganz sicher zu gehen, sandte ich Proben davon zu einer nochmaligen Überprüfung nach Celle ein. Ein Teil der Knollen, je 20 gesunde und kranke, wurden auf einem Versuchsfeld des botanischen Gartens ausgepflanzt, um auch das Kartoffelkraut mit in die Arbeit einbeziehen zu können. Die gleichzeitig zu Beginn Mai gesetzten Kartoffeln zeigten deutliche Unterschiede.

Die gesunden Knollen trieben rascher und kräftiger aus. Ihre Blätter zeigten normale Größe und ein dunkles Grün, im Gegensatz zu den kleineren, starren, nicht so chlorophyllhaltigen Blättern der kranken Pflanzen, die die typischen

Anzeichen der Blattrollkrankheit aufwiesen (KÖHLER 1943). Der gleiche starke Unterschied ergab sich auch bei der Ernte. Während die gesunde Pflanze im Durchschnitt 12 (Herbst 1947) bis 20 (Herbst 1948) Knollen brachte, konnten von der kranken Pflanze im Höchstfall 6 Knollen geerntet werden.

Da der Verdacht nahe lag, daß die von gesunden Knollen stammenden Pflanzen im Laufe des Sommers durch das Virus infiziert worden seien, wurde auf Verwendung des Nachbaues bei den Knollenuntersuchungen verzichtet. Lediglich im Herbst 1948 wurden einige Versuche mit Knollen eigener Ernte durchgeführt. Alle diese Nachprüfungen ergaben, daß das Versuchsmaterial soweit wie möglich einwandfrei war.

Als Testpflanze wurde Hochzucht Siegeshafer der Gebrüder Dippe AG., Quedlinburg, verwandt. Die Methodik stützte sich im Prinzip auf den von FUNKE-SÖDING (1948) entwickelten Zylindertest, der neben dem Auxin auch das Antiauxin nachweist, wogegen der von SÖDING (1935) aus dem WENTschen Auxintest entwickelte Tageslicht-Hafertest auf Kartoffelsaft kaum anspricht.

A. Kartoffelknollen.

Zur Gewinnung des Knollensaftes wurden je 1 gesunde und 1 kranke Kartoffelknolle der Länge nach durchgeschnitten. Das Innere wurde mit einem Messer ausgeschabt. Der so gewonnene Kartoffelbrei blieb in einem Erlenmeyerkolben 1 Std lang stehen und wurde dann filtriert. 0,5 cm³ des Filtrates wurden über dem Wasserbad eingedampft und mit Leitungswasser wieder aufgenommen. Von dieser Lösung kamen 2 Tropfen (1 Tropfen etwa 0,015 cm³) auf 12 Agarwürfel (2,5 × 2,5 × 1,3 mm). Um einer Beeinflussung durch Bakterien vorzubeugen, wurde den Würfelchen 1 Tropfen reinen Alkohols zugesetzt. Sie wurden bis zu ihrer Verwendung in einem mit Wasser gefüllten Exsikkator aufbewahrt (etwa 15—18 Std). Bei der Behandlung mit Salzsäure wurde dem Kartoffelsaft 1 Tropfen 5%iger HCl hinzugefügt und sofort 3mal nacheinander eingedampft. Der Rückstand wurde wieder mit Leitungswasser aufgenommen und 2 Tropfen davon den 12 Agarwürfeln aufgeträufelt. Nach dem Zusatz von Perhydrol (30% H_2O_2) — 1 Tropfen auf 0,5 cm³ — blieb die Lösung zunächst 20 min stehen, bevor sie ebenfalls 3mal eingedampft und in der gleichen Art den Agarwürfeln zugegeben wurde. Bei den Doppelbehandlungen $H_2O_2 + HCl$ und $HCl + H_2O_2$ wurde entsprechend den Einzelbehandlungen verfahren. Die Agarwürfel ließ ich mindestens 3 Std, in der Regel jedoch 15—20 Std, stehen. Damit war die Gewißheit gegeben, daß sich die Wuchs- und Hemmstoffe gleichmäßig im Agar verteilt hatten.

Der Hemmstoffnachweis. Beim Nachweis eines gegen Salzsäure und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes ging ich von der Voraussetzung aus, daß sich Auxin nur basipetal leiten läßt. Damit mußte bei einer inversen Leitung des Knollensaftes eine Trennung zwischen dem Auxin und dem Hemmstoff möglich sein, vorausgesetzt natürlich, daß sich letzterer akropetal leiten ließ. Da jedoch auch das Antiauxin in beiden Richtungen wandern kann, wurde es bei einem Teil der Versuche durch Abdampfen mit HCl zerstört.

Die am Tage vorher auf 1 cm Länge zugeschnittenen Koleoptilzylinder, die in einer verdunkelten Feuchtkammer frischgehalten worden waren, erfuhren eine zweite Dekapitation. Dabei erhielten sie eine Länge von 0,7 cm. Durch diese Doppeldekapitation wurde nach Möglichkeit jeder Wuchsstoff aus der Koleoptile entfernt, die nun in der Art eines Filters zu gebrauchen war.

Zur Durchführung der inversen Leitung hatte ich mir folgende einfache Apparatur hergestellt, wie sie in ähnlicher Weise auch AMLONG (1939) bei seinen Wurzelversuchen gebraucht hat. Mit Paraffin wurden an beiden Enden eines Objektträgers kleine Holzstückchen von etwa 0,5 cm Höhe befestigt, über die eine Plexiglasplatte von der Größe des Objektträgers gelegt wurde. Sie war mit 10 Bohrlöchern von 2 mm Durchmesser versehen. Diese Platte hatte die Aufgabe, die Zylinder aufrecht stehend zu erhalten (Abb. 1a u. b). Auf den unteren Objektträger wurden die 10 mit der jeweiligen Lösung getränkten Agarwürfel auf eine Lage von Filtrierpapier verteilt. Darauf wurden die Zylinder gestellt, die mit ihren Spitzen etwa 1 mm über den Rand der Bohrlöcher heraussahen. Zwischen die Koleoptilspitzen und die Agarwürfel, die den aus den unteren Würfeln heraufgewanderten Hemmstoff auffangen sollten, wurde ein Streifen feuchtes Filtrierpapier eingeschaltet. VAN OVERBEEK (1938) und FUNKE (1939) war es auf diese Weise gelungen, störende Stoffe aus ihren Wuchsstoffpräparaten zu entfernen (Abb. 2).

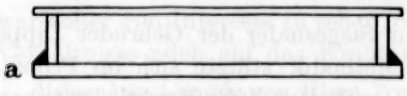

Abb. 1a u. b. Erklärung im Text.

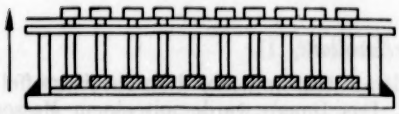
Abb. 2. Erklärung im Text.

Die in dieser Art verwandten Haferkoleoptilen hatten nur eine Filterwirkung. Nach Ablauf von 1 Std war der Hemmstoff durchgewandert. Die oberen Agarwürfel wurden abgenommen und zum Nachweis des Hemmstoffes in der üblichen Weise getestet.

Bei einem Teil der Versuche wurden auch die unteren Agarwürfel, aus denen der Hemmstoff herausgewandert war, im normalen Zylindertest nachgeprüft.

B. Kartoffelkraut.

Zur Untersuchung des Kartoffelkrautes wurden Blätter der Stauden ausgewählt, deren Merkmale für gesund oder krank mir besonders typisch erschienen. Die Extraktion des Wuchsstoffgemisches erfolgte nach einer von MEYER (unveröffentlicht) ausgearbeiteten Methodik.

2 g frischen Kartoffelkrautes wurden 1 min in Wasser abgekocht. Darauf wurden die Blätter mit 12 cm^3 96 % Alkohol übergossen und nochmals kurz erhitzt.

Nach einer Extraktionsdauer von 24 Std wurde der Alkohol abfiltriert. Zur Entfernung des bei den Testen störenden Chlorophylls wurde das Filtrat vorsichtig mit Petroläther ausgeschüttelt. Dabei kamen auf 6 cm³ des Filtrates 2 cm³ Petroläther. Jeweils 2 cm³ dieses Alkoholwuchsstoffgemisches wurden in ein Abdampfschälchen gegeben. Um den *Gesamtwuchsstoff* zu prüfen, wurde die Lösung einmal eingedampft und anschließend mit 0,2 cm³ Leitungswasser aufgefüllt. Hiervon wurde 1 Tropfen auf 12 Agarwürfel gegeben. Beim Zusatz von *Salzsäure* (2 Tropfen auf 2 cm³) wurde 3mal abgedampft. Ebenso bei der Behandlung mit H_2O_2 (2 Tropfen auf 2 cm³). Das Abdampfen erfolgte in diesem Fall erst nach 20 min Einwirkungsdauer. Die *Doppelbehandlungen* wurden in gleicher Weise durchgeführt, wie bereits bei den Knollenuntersuchungen beschrieben wurde. Auch beim Kraut versuchte ich, den Hemmstoff durch inverse Leitung zu isolieren.

C. Kontrollen.

Als Kontrolle gegenüber den Zuwachswerten der Testkoleoptilen, die mit dem Kartoffelsaft behandelt worden waren, wurde im Zylindertest das Wachstum der gleichen Anzahl von Koleoptilzylindern nachgeprüft, denen entsprechend große Würfel von Wasseragar aufgesetzt worden waren. Sie wurden gleichzeitig mit den Kartoffelpräparenten vorbereitet. Zu 2 Tropfen Wasser auf 12 Agarwürfel kam auch hier 1 Tropfen Alkohol. Bis zum Gebrauch wurde der Wasseragar ebenfalls in einem Exsikkator untergebracht. Die Feuchtigkeit der Schnittflächen war damit bei den Kontrollpflanzen die gleiche wie bei den übrigen Serien. Der Unterschied im Wachstum der Zylinder konnte also nur in dem Gehalt der Agarwürfel an Wuchsstoff oder Hemmstoff beruhen. Um einen Überblick über die Kontrollschwankung zu bekommen, wurde je Versuch mit 2 Kontrollreihen zu je 10 Zylindern gearbeitet. Alle bei den Versuchsergebnissen angegebenen Werte stützen sich auf ein Mittel aus 10 Testzylindern.

III. Kontrollversuche.

Es bestand die Möglichkeit, daß die bei den Behandlungen erzielten Förderungen oder auch Hemmungen ihre Ursache in der Wirksamkeit der Salzsäure oder auch des Perhydrols allein hatten. Aus diesem Grunde wurden sämtliche in der Arbeit verwandten Behandlungen mit einer Wasserkontrolle nachgeprüft. Statt des Kartoffelsaftes wurde die gleiche Menge Leitungswasser genommen, dem, in der bereits beschriebenen Weise, Salzsäure, H_2O_2 oder auch beides kombiniert zugesetzt wurde.

H_2O_2 erwies sich in der Wasserkontrolle bei den insgesamt 14 an alten sowie bei 5 an frischen Zylindern durchgeführten Testen als völlig wirkungslos. Nach $2^1/_2$ Std gab der Wasseragar + H_2O_2 gegenüber dem reinen Wasseragar im Mittel einen um 0,3 Teilstriche höheren Zuwachs bei den alten Zylindern (1 Teilstrich des Horizontalmikroskops = 0,057 mm). Nach 5 Std betrug die Differenz 0,1 und nach 24 Std — 0,2 Teilstriche. Entsprechend waren die Werte bei den frischen Zylindern. Hier lag nach 24 Std der Wasseragar + H_2O_2 um 0,1 Teilstrich unter dem reinen Wasseragar. Diese kleinen Differenzen sind praktisch ohne Bedeutung. Nach diesen Ergebnissen darf man für die Wachstumsförderungen bei der H_2O_2-Behandlung des Kartoffelsaftes eine unmittelbare Wirkung des H_2O_2 nicht verantwortlich machen.

Eine Wasserkontrolle mit 5%*iger HCl* wurde an alten Zylindern insgesamt 8mal, an frischen Zylindern, die noch keine physiologische Spitze hatten regenerieren können, 5mal getestet. Im Mittel ergab sich bei den alten Zylindern nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer keinerlei Unterschied zwischen dem reinen Wasseragar und der HCl-Behandlung. Nach 5 Std zeigte der reine Wasseragar einen Zuwachs um 4,7, der des Wasseragars + HCl lag mit 4,9 fast mit ihm gleich. Nach 24 Std war das Verhältnis 11,8 zu 12,9. Es ist eine schwache Förderung der Behandlung zu erkennen. Ein Blick auf die Einzelversuche zeigt, daß von den 8 Testen 2 diese Endförderungen aufweisen. Ihnen stehen 2 Versuche mit Hemmungen gegenüber. Bei 4 Versuchen bestand jedoch nach 24 Std Gleichheit zwischen Behandlung und reinem Wasseragar.

Bei den frischen Zylindern galt diese Gleichheit für die ganze Versuchsdauer. Der Zuwachs betrug für den reinen Wasseragar genau wie für die Behandlung nach $2^1/_2$ Std 1,8 Teilstriche, nach 5 Std 4,0 und nach 24 Std 17,3 gegen 17,5 bei der HCl-Behandlung.

Im großen und ganzen darf auch für die HCl-Behandlung angenommen werden, daß nach dem 3maligen Abdampfen über dem Wasserbad eine Wirksamkeit der Salzsäure nicht mehr vorhanden ist.

Bei den Doppelbehandlungen H_2O_2 + HCl und HCl + H_2O_2 erwies es sich, daß die Reihenfolge des Zusatzes von Salzsäure und H_2O_2 zu dem Leitungswasser gleichgültig ist. Beide Doppelbehandlungen waren bei alten Zylindern in gleicher Weise völlig wirkungslos (Tabelle 1).

Wie nach den vorigen Versuchen zu erwarten gewesen war, trat bei den alten Zylindern Gleichheit mit der Kontrolle ein. Eine Wachstumshemmung, wie sie MEYER (1950) für diese Versuche als charakteristisch anführt, konnte ich bei der Behandlung HCl + H_2O_2 nur bei einem Versuch feststellen. Die übrigen 8 Versuche zeigten übereinstimmend Wirkungslosigkeit. Bei der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl wurden 3 Hemmungen durch 2 Förderungen ausgeglichen.

Förderungen traten aber mitunter bei *frischen* Zylindern auf, die ihre Wuchsstoffe noch nicht verbraucht hatten. Bei je 5 Testen wirkte, nach anfänglicher Gleichheit mit der Kontrolle bei beiden Doppelbehandlungen, die Behandlung HCl + H_2O_2 in 4 Versuchen, die Behandlung H_2O_2 + HCl in 2 Versuchen fördernd. Nur in je 1 Versuch traten Hemmungen auf. Im Mittel betrugen die Zuwachswerte der 5 Versuche

Tabelle 1. *Alte Zylinder.*
(Zuwachswerte in Teilstrichen des Horizontalmikroskops.)

Mittel aus 8 Versuchen H_2O_2 + HCl				Mittel aus 9 Versuchen HCl + H_2O_2		
2,6	4,7	13,3	reiner Wasseragar	2,6	4,6	12,6
2,9	4,8	13,4	Behandlung	2,7	4,7	12,7

nach 24 Std für die Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl 18,4 Teilstriche gegenüber der Kontrolle 17,3, für die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 20,1 zu der Kontrolle 17,3.

Aus diesen Kontrollversuchen geht hervor, daß HCl und H_2O_2 an sich nicht imstande sind, das Wachstum der Testpflanzen derart zu beeinflussen, wie es bei ihrem Zusatz zum Kartoffelsaft der Fall ist. Die Wachstums- und Hemmungserscheinungen müssen also auf Stoffen beruhen, die im Kartoffelsaft enthalten sind. Worauf die etwa abweichenden Ergebnisse von MEYER

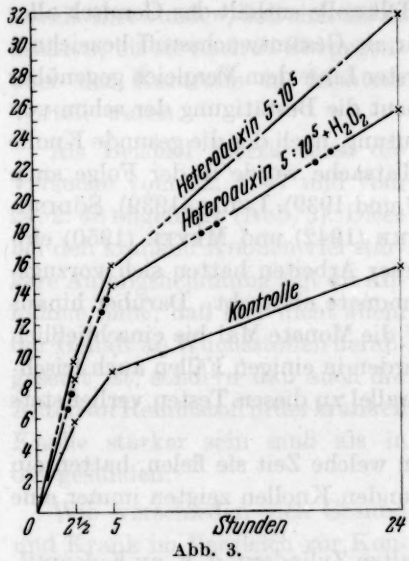

Abb. 3.

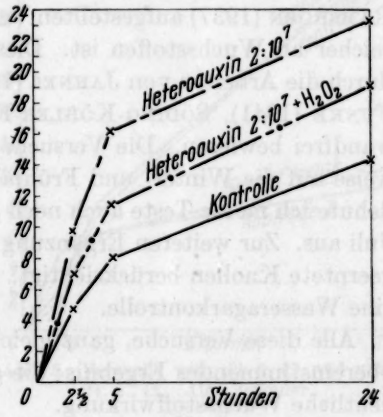

Abb. 4.

Abb. 3. November 1948. Mittel aus 4 Testen. Alte Zylinder. Abszisse: Zeit in Stunden. Ordinate: Zuwachswerte der Testkoleoptilen in Teilstrichen des Horizontalmikroskops (1 Teilstrich = 0,057 mm).

Abb. 4. Versuch vom 9. 11. 48. Alte Zylinder.

(1950) bei entsprechenden Kontrollversuchen mit der Doppelbehandlung zurückzuführen sind, kann ich nicht sagen.

Weiterhin führte ich einige Versuche durch, die die Wirksamkeit von H_2O_2 auf das Heteroauxin klären sollten. Dabei wurde 4mal die Heteroauxinkonzentration $5:10^5$ und 1mal die Konzentration $2:10^7$ getestet. Es stellte sich heraus, daß anscheinend der Grad der Wuchsstoffzerstörung durch das H_2O_2 von der Konzentration des Heteroauxins abhängig ist. Bei einer Konzentration von $5:10^5$ war die Beeinflussung durch das H_2O_2 nach Ablauf von 24 Std verhältnismäßig gering. Beim Test an alten Zylindern sank der Zuwachswert durch die H_2O_2-Behandlung um etwa 35%, wie das Mittel der 4 Versuche zeigte (Abb. 3). Bei der niedrigeren Konzentration von $2:10^7$ betrug die Minderung dagegen rund 50% (Abb. 4). Ähnliche Werte fanden auch FUNKE-SÖDING (1948) bei der H_2O_2-Behandlung der Heteroauxinlösung $2:10^7$, die sie im Krümmungstest prüften.

Für die Wirkung der H_2O_2-Behandlung darf demnach nicht allein eine Zerstörung des Auxins a, wie sie von KÖGL (1935) nachgewiesen worden war, in Betracht gezogen werden, sondern man muß stets auch mit einer Einwirkung auf eventuell vorhandenes Heteroauxin rechnen.

IV. Untersuchungen an gesunden und kranken Kartoffelknollen.

a) Unbehandelter Knollensaft.

Der unbehandelte Saft der Kartoffelknolle enthält das Gemisch aller Wuchs- und Hemmstoffe, das von mir als Gesamtwuchsstoff bezeichnet wird. Die Versuche damit galten in erster Linie dem Vergleich gegenüber den Behandlungen. Sie brachten erneut die Bestätigung der schon von RAMSHORN (1937) aufgestellten Vermutung, nach der die gesunde Knolle reicher an Wuchsstoffen ist. Diese Tatsache wurde in der Folge auch durch die Arbeiten von JAHNEL (1937 und 1939), LUCAS (1939), SÖDING-FUNKE (1941), SÖDING-KÖHLER-FUNKE (1942) und MEYER (1950) einwandfrei bewiesen. Die Versuche dieser Arbeiten hatten sich vorzugsweise auf die Winter- und Frühjahrsmonate erstreckt. Darüber hinaus dehnte ich meine Teste auch noch auf die Monate Mai bis einschließlich Juli aus. Zur weiteren Ergänzung wurden in einigen Fällen auch frischgeerntete Knollen berücksichtigt. Parallel zu diesen Testen verlief stets eine Wasseragarkontrolle.

Alle diese Versuche, ganz gleich in welche Zeit sie fielen, hatten ein übereinstimmendes Ergebnis: die gesunden Knollen zeigten immer eine deutliche Wuchsstoffwirkung.

Getestet wurde hauptsächlich an alten Zylindern, d. h. an Koleoptilzylindern, die am Tage vorher geschnitten und bei Versuchsbeginn etwa 15—18 Std alt waren. Die Koleoptile hatte in der Zwischenzeit eine physiologische Spitze regeneriert, wozu sie nach POHL (1938) ungefähr 120 min benötigt. So konnte sich auch die „Wuchsstoffvorstufe" sofort in voller Stärke auswirken.

Mit dem Gesamtwuchsstoff von Gesund und Krank wurden an alten Zylindern je etwa 50 Teste durchgeführt. Bei Gesund gingen die Zuwachswerte, mit Ausnahme von 3 Fällen, in denen sie der Kontrolle entsprachen, stets über diese hinaus. Die Förderung war meist schon nach $2^1/_2$ Std zu erkennen, nach 24 Std war sie unverkennbar. Vereinzelt lagen die Zuwachswerte von Gesund anfänglich unter, bzw. gleich mit der Kontrolle. Sie glichen sich im Verlauf des Versuches vollständig wieder aus und schlugen in Förderungen um. Möglicherweise setzte hier die Aktivierung des Wuchsstoffes durch die regenerierte Spitze nicht sofort ein, so daß sich zunächst ein Hemmstoff bemerkbar machen konnte.

Das Bild der Zuwachswerte beim Saft der kranken Knolle war nicht so eindeutig. Zwar ergab sich auch hier nach 24 Std im Mittel eine

Förderung gegenüber der Kontrolle, im Einzelversuch lag jedoch die Wirkung des Knollensaftes in 9 Fällen unter und in 6 weiteren innerhalb der Kontrolle. Diese unterschiedlichen Ergebnisse möchte ich durch den verschieden starken Virusbefall der untersuchten Knollen erklären. Nur vereinzelt trat bei Krank eine sofortige Förderung ein. Nach $2^1/_2$ Std lagen die Zuwachswerte meist unter der Kontrolle oder mit dieser gleich. Im allgemeinen war diese Anfangshemmung nach 5 Std soweit überwunden, daß sich die Zuwachswerte mit denen der Kontrollen deckten, bis sie nach 24 Std gegenüber der Kontrolle in leichtem Vorteil waren.

Als Beispiel hierzu seien die Versuche vom 22. 2. 47 und vom 24. 2. 48 angeführt (Abb. 5). Diese bei den kranken Knollen viel stärkere Anfangshemmung legt die Annahme nahe, daß hier nicht allein der Gehalt an Wuchsstoffen herabgesetzt ist, sondern daß auch der Anteil an Hemmstoff in der kranken Knolle stärker sein muß als in der gesunden.

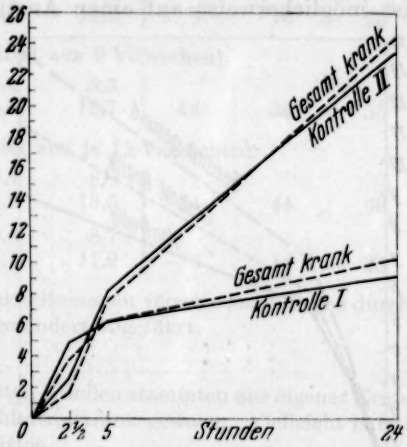

Abb. 5. Versuche vom 22. 2. 47 und vom 24. 2. 48. Alte Zylinder.

Wie verschieden sich Gesund und Krank im Vergleich zur Kontrolle verhielten, ging klar aus den Versuchen im *Dezember 1947* hervor. Die 9 Teste verteilten sich über die Zeit vom 9.—20. 12. Nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer zeigte Gesund mit einem Zuwachs von 3,1 Teilstrichen eine Förderung von ungefähr 47% gegenüber der Kontrolle 2,1, wogegen Krank mit 2,0 der Kontrolle entsprach. Diese Verhältnisse hatten sich auch nach 5 Std kaum geändert. Die Kontrolle mit 4,3 und Krank mit 4,5 hatten fast die gleichen Zuwachswerte, Gesund behielt mit 5,9 die Förderung bei. Nach 24 Std blieb Krank mit dem Zuwachs 12,8 immer noch im Bereich der Kontrolle 12,6, während Gesund mit dem Zuwachswert 15,8 weiterhin deutlich gefördert war, wenn auch nicht mehr in der gleichen prozentualen Höhe wie zu Beginn.

Bei den *Frühjahrsversuchen* (Tabelle 2) dagegen, die die Monate Januar bis April umfassen, wurde das Wachstumsmaximum erst nach 24 Std erreicht. Die Zuwachswerte für den Saft der gesunden Knolle stiegen um 25% über die Kontrollwerte nach $2^1/_2$ Std bis rund 50% nach Ablauf von 24 Std. Bei den kranken Knollen lagen diese Werte sehr viel niedriger, erreichten jedoch beim Abschluß des Versuches etwa 50% der Wirkung der gesunden Knollen (Abb. 6). Hieraus ergab sich, daß

die gesunde Knolle etwa doppelt soviel Wuchsstoff enthält als die kranke. Dieser Befund deckt sich mit den Angaben MEYERS (1950), die ebenfalls angibt, daß der Gesamtwuchsstoffgehalt von Krank im Mittel 50% von Gesund beträgt.

Auch für die *Sommerversuche* (Tabelle 2) ließ sich die 50%ige Minderung des Wuchsstoffgehaltes der kranken Knollen im Vergleich zu den gesunden feststellen. Auffallend war der schon nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer sehr hohe Zuwachswert bei dem Saft der gesunden Knollen. Er ist möglicherweise auf einen Anstieg des Auxins a oder aber auf eine

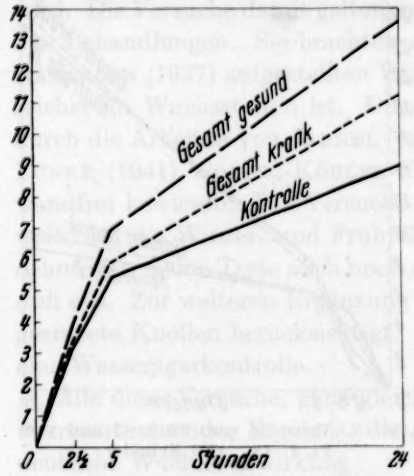

Abb. 6. Februar bis April 1947. Mittel aus 4 Testen. Alte Zylinder.

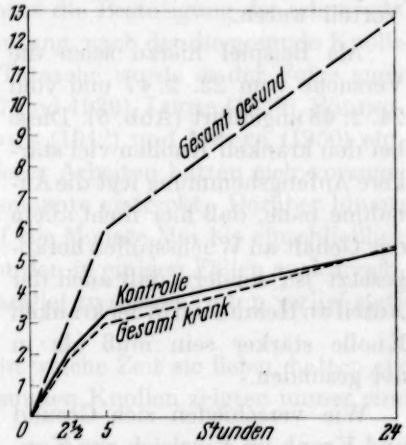

Abb. 7. Oktober 1948. Mittel aus 4 Testen. Alte Zylinder.

Abnahme des Hemmstoffes zum Sommer hin zurückzuführen. Für den Sommer 1947 fehlt ein Vergleich mit den kranken Knollen, da in diesen Monaten nur mit gesundem Material gearbeitet wurde.

Sehr hohe Anfangswerte, die die der Sommerversuche noch übertreffen, waren für die *Oktoberversuche 1948* kennzeichnend. Die mit dem Saft der *gesunden* Knolle behandelte Testkoleoptile zeigte schon nach $2^1/_2$ Std eine Wachstumsförderung um 55%! Im Endwert überstieg der Zuwachs den der Kontrolle sogar um 137% (Abb. 7). Zwar brachten auch die Dezemberversuche von 1947 (vgl. S. 691) einen hohen Anfangswert, doch setzte sich hierbei die Förderung nicht in dem gleichen Maße bis zum Schluß des Versuches fort, sondern prozentual gesehen erfolgte ein Absinken der Zuwachswerte.

Die Wuchsstoffwirkung der *kranken* Knolle war bei den Oktoberversuchen außerordentlich gering. Sie zeigte anfangs sogar eine Hemmung gegenüber der Kontrolle. Während die hohen Werte bei Gesund auf einen starken Gehalt an aktiven und inaktiven Wuchsstoffen schließen lassen, scheint bei Krank der Anteil an Hemmstoffen zu überwiegen.

Tabelle 2. *Gesunde und kranke Kartoffelknollen.*

	Zuwachswerte nach			Förderung gegenüber der Kontrolle in % nach		
	2½ Std	5 Std	24 Std	2½ Std	5 Std	24 Std
Januar bis April 1948 (Mittel aus je 8 Versuchen).						
Kontrolle	2,2	4,6	9,9			
Gesamtwuchsstoff gesund	2,8	5,4	14,5	28	28	49
Kontrolle	2,2	5,0	11,2			
Gesamtwuchsstoff krank.	2,4	5,8	14,2	9	16	26
Mai bis Juli 1947 (Mittel aus 9 Versuchen).						
Kontrolle	2,5	4,4	8,3			
Gesamtwuchsstoff gesund	3,7	5,9	12,7	48	34	55
Mai bis Juli 1948 (Mittel aus je 15 Versuchen).						
Kontrolle	1,8	3,4	8,0			
Gesamtwuchsstoff gesund	2,6	4,9	13,5	44	44	69
Kontrolle	1,8	3,6	8,7			
Gesamtwuchsstoff krank.	1,7	4,1	11,9	—6	14	28

Da die Versuche für Gesund und Krank teilweise an verschiedenen Tagen durchgeführt wurden, werden die Kontrollen gesondert angeführt.

Die bei den Oktoberversuchen getesteten Knollen stammten aus eigener Ernte. Die kranken Stauden waren hochgradig blattrollkrank gewesen. Vielleicht hatten auch die gesunden eine leichte Virusinfektion.

Diese letzten Versuche scheinen mir die Abhängigkeit des Wuchsstoffgehaltes der Knolle von der Stärke des Virusbefalls zu bestätigen. Söding-Köhler-Funke (1943) hatten beim Vergleich von Virusinfektion und Wuchsstoffgehalt bei abbaukranken Kartoffeln schon auf diesen Zusammenhang hingewiesen. Sie hatten ebenfalls gefunden, daß bei schweren Viruserkrankungen die Wuchsstoffwirkung stark vermindert war, teilweise bis zu 60%. Damit lassen sich auch die voneinander abweichenden Befunde erklären, die Meyer (1950) in den Jahren 1943/44, 1944/45 und 1945/46 im Verhältnis zwischen dem Wuchsstoffgehalt der gesunden und kranken Knollen zu verzeichnen hatte.

Der hohe Wuchsstoffgehalt der gesunden Knolle kurz nach der Ernte, gerade in der Zeit ihrer stärksten Inaktivität, steht in gewissem Gegensatz zu den Ergebnissen Hembergs (1942, 1947), der in der Peridermschicht schlafender Knollen einen sehr niedrigen Wuchsstoffgehalt fand. Hemberg untersuchte in seinen Testen vornehmlich Schalen und Augen, wogegen ich mich auf das Mark der Kartoffelknolle beschränkte. Interessant ist, daß Hemberg vor dem Keimen einen Anstieg im Wuchsstoffgehalt des Periderms, vor allem aber in den Augen feststellte, in Rinde, Gefäßzylinder und Mark dagegen nur wenig Wuchsstoff fand. Das würde sich mit meinen Dezemberversuchen decken, die im Endwert nur eine

Wachstumssteigerung um 26% brachten. In diesem Zusammenhang taucht die Vermutung auf, ob nicht ein Teil des Gesamtwuchsstoffes — wahrscheinlich wohl eine Vorstufe — der sich nach meinen Versuchen so reichlich in den inneren Schichten der frischgeernteten Knollen findet, vor dem Keimen in Periderm, Rinde und Augen einwandert. Diese Vermutung spricht auch HEMBERG in seiner Arbeit von 1942 aus, stellte sie aber später zugunsten einer Hemmstofftheorie zurück. Auf Grund meiner Ergebnisse komme ich zu der Annahme, daß das durch die Abwanderung dieser Vorstufe im Mark der Kartoffelknolle entstandene Defizit in den Frühjahrsmonaten wieder bis zu der Wuchsstoffmenge aufgefüllt wird, die bei gesunden Knollen im Test eine Wachstumsförderung von 50% hervorruft, die für die Frühjahrs- und Sommermonate der beiden Jahre 1947 und 1948 konstant war (vgl. Tabelle 2, S. 693). Ich möchte diese Menge sozusagen als die „eiserne Ration" der Knolle bezeichnen.

Für die Wahrscheinlichkeit einer solchen Wuchsstoffwanderung spricht auch die Feststellung VAN OVERBEEKs (1938), nach der vor und nach dem Austreiben der Seitenknospen von *Pisum sativum* eine Wuchsstoffwanderung zu den Augen hin stattfinden soll. FERMAN (1938) führt nach seiner Theorie das Treiben der Augen zurück auf die Wanderung einer Wuchsstoffvorstufe zu den Verbrauchsorten hin, die durch eine bereits vorhandene geringe Menge an Auxin imstande sind, immer mehr Wuchsstoff zu aktivieren.

Die Zahl meiner Versuche mit frischgeerntetem Material reicht vorläufig leider noch nicht aus, etwas Definitives zu dieser Hypothese zu sagen.

Der Gesamtwuchsstoff wurde, außer an alten, auch an frischgeschnittenen Koleoptilzylindern auf seine Wachstumswirkung hin geprüft. Die *frischen Zylinder* konnten bei Versuchsbeginn noch keine physiologische Spitze regenerieren. Sie sprechen in den ersten Stunden des Versuches also nur auf bereits aktivierte Wuchsstoffe oder auch Hemmstoffe an. Erst mit eintretender Regeneration der Spitze können die inaktiven Stoffe („Antiauxin") wirksam werden und etwaige Hemmungen ausgleichen. Ganz allgemein konnte für die frischen Zylinder festgestellt werden, daß zwar die absoluten Wachstumswerte, sowohl bei Wasseragarkontrollen als auch beim Knollensaft, höher sind als bei den alten Zylindern, im Vergleich zur Kontrolle ist die Förderung bei den frischen Zylindern jedoch geringer. Man muß hier dem unverbrauchten Eigengehalt der Testkoleoptile an Wuchsstoffen Rechnung tragen.

Von den 13 Testen mit dem Saft *gesunder* Knollen, die in die Zeit von *Dezember 1947 bis März 1948* fielen, brachten nur 8 Versuche die Anfangshemmung durch das Antiauxin (Abb. 8), die für die Versuche von FUNKE-SÖDING (1948) und MEYER (1950) so charakteristisch war.

Von diesen 8 Testen lagen 4 auch noch nach 24 Std unter den Kontrollwerten. Da jedoch die Förderungen quantitativ größer als die Hemmungen waren, zeigte der Mittelwert von Anfang an eine Förderung. Zu diesen Ergebnissen möchte ich vermerken, daß auch bei den Versuchen von FUNKE-SÖDING und MEYER vereinzelt bei frischen Zylindern Förderungen auftraten, die allerdings im Mittel hinter den Hemmungen verschwanden.

Nach MEYER (1950) ist der Gehalt der kranken Knolle an Antiauxin geringer als der der gesunden. Die Wachstumsförderung zu Versuchs-

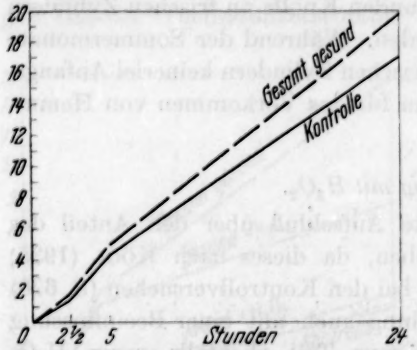

Abb. 8. Dezember 1947 bis März 1948. Mittel aus 13 Testen. Frische Zylinder.

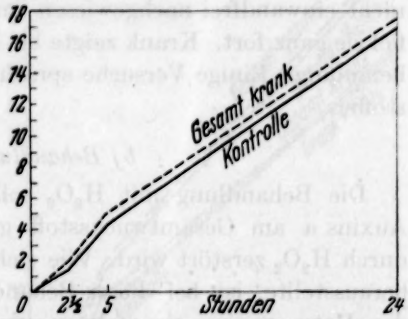

Abb. 9. Dezember 1947 bis März 1948. Mittel aus 15 Testen. Frische Zylinder.

beginn muß bei frischen Zylindern deshalb bei *Krank* stärker sein, da die Antiauxinhemmung hier abgeschwächt ist. Die 15 Versuche, die ich mit dem Saft kranker Knollen durchführte, brachten das deutlich zum Ausdruck. Die Anfangshemmung fehlte vollständig, die Hauptwachstumswirkung lag zu Versuchsbeginn (Abb. 9). Die Abnahme der prozentualen Zuwachswerte von 33% nach $2^1/_2$ Std auf 15% nach 5 Std und auf 4% über der Kontrolle nach 24 Std sprach für das Vorkommen eines nachhaltig wirkenden Hemmstoffes, der also nicht Antiauxin sein konnte.

Die *Sommerversuche 1947* mit dem Saft *gesunder* Knollen an frischen Zylindern ließen die Antiauxinanfangshemmung vollständig vermissen. Von den 10 Testen zeigten 9 sofort die Förderung, nur 1 Versuch brachte eine Hemmung, die während der ganzen Versuchsdauer beibehalten wurde. Das Fehlen der Anfangshemmung kann verschiedene Ursachen haben. Entweder ist zum Sommer hin der Gehalt an freiem Auxin gestiegen, dagegen das Antiauxin zum größten Teil abgebaut oder der Hemmstoffgehalt hat sich zum Sommer hin vermindert. Diese letztere Vermutung wurde bereits in Zusammenhang mit den Sommerversuchen an alten Zylindern ausgesprochen (vgl. S. 692) und hat meines Erachtens die größere Wahrscheinlichkeit.

Ergebnis. Die gesunde Knolle zeigt immer eine Wuchsstoffwirkung. Die Förderung ist jahreszeitlich verschieden. Sie erreicht gleich nach der Ernte besonders hohe Werte, sinkt kurz vor dem Keimen im Mark stark herab und liegt während der Frühjahrs- und Sommermonate konstant um etwa 50% über der Kontrolle. Auf Grund dieser Ergebnisse wird die Vermutung einer Wuchsstoffwanderung innerhalb der Knolle ausgesprochen, die vielleicht den Keimprozeß auslöst. Die Wuchsstoffwirkung der kranken Knolle hängt weitgehend von der Stärke des Virusbefalls ab. Eine Antiauxinanfangshemmung konnte während der Wintermonate mit dem Saft der gesunden Knolle an frischen Zylindern nicht einwandfrei nachgewiesen werden. Während der Sommermonate fiel sie ganz fort. Krank zeigte bei frischen Zylindern keinerlei Anfangshemmung. Einige Versuche sprachen für das Vorkommen von Hemmstoffen.

b) Behandlung mit H_2O_2.

Die Behandlung mit H_2O_2 sollte Aufschluß über den Anteil des Auxins a am Gesamtwuchsstoff geben, da dieses nach KÖGL (1935) durch H_2O_2 zerstört wird. Wie sich bei den Kontrollversuchen (S. 690) herausstellte, ist bei dieser Behandlung auch mit einer Beeinflussung des Heteroauxins zu rechnen, das zum Teil ebenfalls gegen H_2O_2 empfindlich ist.

Die Behandlung vgl. unter „Methodik" (S. 685). Getestet wurde an alten und frischen Zylindern. Zum Vergleich wurde gleichzeitig der Gesamtwuchsstoff und eine Wasseragarkontrolle geprüft.

Alte Zylinder. Eine Zerstörung der H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe mußte sich, je nach ihrem Anteil an der Gesamtwuchsstoffmenge, in einer stärkeren oder schwächeren Wachstumsminderung gegenüber dem unbehandelten Saft auswirken. Tatsächlich wurde bei der gesunden Knolle stets eine geringere Wuchsstoffwirkung nach der H_2O_2-Behandlung erzielt. Ähnlich wie bei den Versuchen mit dem Gesamtwuchsstoff ließen sich auch hier jahreszeitliche Schwankungen feststellen.

Die *4 Oktoberversuche 1948* mit frischgeerntetem Material zeigten die Zerstörung eines verhältnismäßig hohen Anteils von H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen bei der gesunden Knolle (Abb. 10). Die Wachstumsminderung wirkte sich jedoch nicht sofort aus. Zunächst erfolgte sogar eine leichte Förderung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff, eine Erscheinung, die sich bei den Februarversuchen 1947 ebenfalls feststellen ließ. MEYER (1950) erklärt in ihrer Arbeit diese Förderung mit der Beseitigung eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes, den sie vor allem bei kranken Knollen fand. Auch bei meinen Versuchen war eine Anfangsförderung über den Gesamtwuchsstoff hinaus für die H_2O_2-Behandlung der kranken Knolle charakteristisch. Diese Förderung setzte sich bei

den Oktoberversuchen während der ganzen Versuchsdauer fort. Die Ausschaltung dieses H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes, verbunden mit einer Auxinaktivierung, bewirkte zunächst bei Gesund und Krank die Anfangsförderung. War im Gesamtwuchsstoff aber auch noch H_2O_2-empfindlicher Wuchsstoff enthalten, so mußte sich dessen Zerstörung im Endergebnis doch bemerkbar machen. Die Wachstumskurve der H_2O_2-Behandlung bei Gesund sank deutlich unter die des unbehandelten Saftes herab. Bei Krank, das nur eine äußerst schwache Wuchsstoffwirkung des unbehandelten Saftes gab, trat die Wuchsstoffzerstörung

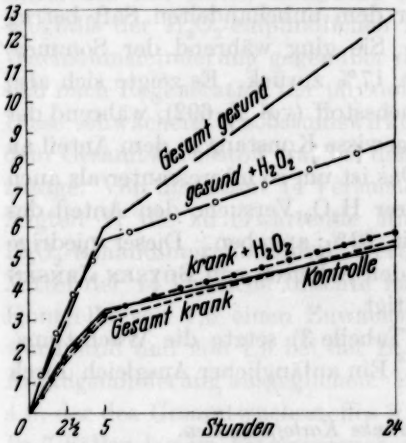

Abb. 10. Oktober 1948. Mittel aus 4 Testen. Frischgeerntetes Material. Alte Zylinder.

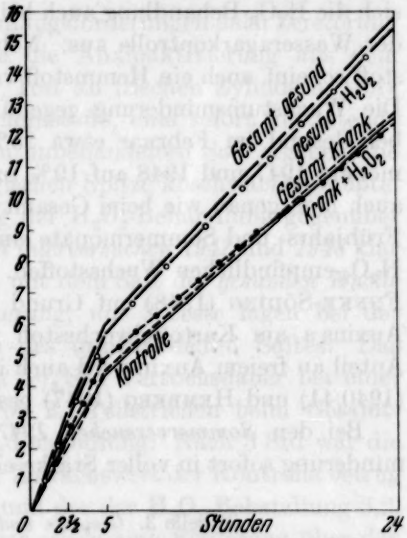

Abb. 11. Dezember 1947. Mittel aus 9 Testen. Alte Zylinder.

dagegen nicht in Erscheinung. Die kranke Knolle scheint demnach nur wenige, vielleicht auch gar keine, H_2O_2-empfindliche Wuchsstoffe zu enthalten.

Im *Dezember 1947*, also in der Zeit vor dem Auskeimen, für die ein verminderter Gesamtwuchsstoffgehalt festgestellt worden war, war die Wirkung der H_2O_2-Behandlung bei den 9 Versuchen auch bei Gesund äußerst gering. Von Versuchsbeginn bis nach Ablauf von 24 Std lagen die Werte der H_2O_2-Behandlung nur wenig unter denen des unbehandelten Saftes (Abb. 11). Der Anteil der H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe war in dieser Zeit sehr schwach. Eine Anfangsförderung durch den Wegfall eines Hemmstoffes konnte bei Gesund nicht festgestellt werden, wohl aber bei Krank. Nach 24 Std lagen H_2O_2-Behandlung, Wasseragarkontrolle und unbehandelter Saft mit ihren Werten bei Krank fast gleich. Genau wie bei den Oktoberversuchen konnten aus dem Verhalten der kranken Knolle keinerlei Rückschlüsse auf die Anwesenheit H_2O_2-empfindlicher Wuchsstoffe gezogen werden.

Im *Februar 1947* (Tabelle 3) waren 2 Versuche mit der H_2O_2-Behandlung durchgeführt worden. Sie zeigten einen deutlichen Anstieg der Zuwachswerte des unbehandelten Saftes gegenüber der Wasseragarkontrolle, gleichzeitig aber auch wieder eine stärkere Wirkung der H_2O_2-Behandlung bei der gesunden Knolle. Die Anfangsförderung durch den Wegfall eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes war bei Gesund und Krank deutlich zu erkennen. Sie war bei Krank stärker. Krank scheint demnach mehr von diesem Hemmstoff zu besitzen. Nach 24 Std wirkte sich die H_2O_2-Behandlung auch bei Krank in einer Hemmung gegenüber der Wasseragarkontrolle aus. Neben dem H_2O_2-empfindlichen Hemmstoff scheint auch ein Hemmstoff vorzukommen, der nicht zerstört wird. Die Wachstumsminderung gegenüber dem unbehandelten Saft betrug bei Gesund im Februar etwa 25%. Sie ging während der Sommermonate 1947 und 1948 auf 19% bzw. 17% zurück. Es zeigte sich also auch hier, genau wie beim Gesamtwuchsstoff (vgl. S. 692), während der Frühjahrs- und Sommermonate eine gewisse Konstanz in dem Anteil an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen. Das ist um so interessanter als auch FUNKE-SÖDING (1948) auf Grund ihrer H_2O_2-Versuche den Anteil des Auxins a am Kartoffelwuchsstoff mit 22% angaben. Dieser niedrige Anteil an freiem Auxin wird auch in den Arbeiten von BOYSEN JENSEN (1940/41) und HEMBERG (1947) bestätigt.

Bei den *Sommerversuchen 1947* (Tabelle 3) setzte die Wachstumsminderung sofort in voller Stärke ein. Ein anfänglicher Ausgleich durch

Tabelle 3. *Gesunde und kranke Kartoffelknollen.*

	Zuwachswerte nach			Förderung der H_2O_2-Behandlung gegenüber dem Gesamtwuchs in % nach		
	2½ Std	5 Std	24 Std	2½ Std	5 Std	24 Std
Februar 1947 (Mittel aus 2 Versuchen).						
Kontrolle	4,1	6,2	10,7			
Gesamtwuchsstoff gesund	3,8	7,1	15,3			
Gesund + H_2O_2	4,4	6,1	11,7	16	—14	—25
Gesamtwuchsstoff krank.	3,0	5,8	12,1			
Krank + H_2O_2	3,8	5,1	9,7	26	—12	—20
Mai bis Juli 1947 (Mittel aus 9 Versuchen).						
Kontrolle	2,2	3,9	8,0			
Gesamtwuchsstoff gesund	3,2	5,3	12,1			
Gesund + H_2O_2	2,6	4,6	9,8	—19	—13	—19
Mai bis Juli 1948 (Mittel aus je 10 Versuchen).						
Kontrolle	1,9	3,5	9,4			
Gesamtwuchsstoff gesund	2,5	4,9	15,3			
Gesund + H_2O_2	2,5	4,7	12,9	0	—4	—17
Kontrolle	1,9	3,9	10,4			
Gesamtwuchsstoff krank.	1,9	4,3	12,8			
Krank + H_2O_2	2,0	4,3	13,1	5	0	3

eine Auxinaktivierung war nicht zu erkennen. Das ließ auf eine Abnahme des Antiauxins zum Sommer hin schließen, auf die ich im Verlauf der Arbeit noch näher eingehen werde.

Die *Sommerversuche 1948* (Tabelle 3) mit dem Saft der kranken Knollen deuteten in keiner Weise auf H_2O_2-empfindliche Wuchsstoffe hin. Die Werte von unbehandeltem Saft und H_2O_2-Behandlung waren während der ganzen Versuchsdauer fast gleich. Die schwache Förderung liegt noch im Bereich der Fehlergrenze.

Frische Zylinder. Spielt bei den Anfangsförderungen nach Zerstörung der H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe die Auxinaktivierung aus dem Antiauxin eine Rolle, dann muß der Test an frischen Zylindern, trotz Wegfalls der H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffe, eine sofort auftretende Wachstumsminderung gegenüber dem unbehandelten Saft ergeben, die sich nach Regeneration der physiologischen Spitze abschwächen müßte. Diese schwächere Wachstumswirkung der H_2O_2-Behandlung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff trat bei den *Winterversuchen 1947* und *1948* klar zutage. Von insgesamt 14 Versuchen mit dem Saft der *gesunden Knolle* zeigten 11 die zu erwartende Minderung, nur 3 Teste lagen bei der H_2O_2-Behandlung über den Werten des unbehandelten Saftes. Das Mittel der 14 Versuche brachte nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer bei einer Kontrolle von 1,6 einen Zuwachs von 2,1 Teilstrichen beim Gesamtwuchsstoff und von 1,9 bei der H_2O_2-Behandlung. Nach 5 Std war die Anfangsminderung ausgeglichen. Der Zuwachswert der Kontrolle betrug 4,6, der des Gesamtwuchsstoffes 5,1 und der der H_2O_2-Behandlung 5,2. In 7 Fällen lag im Einzelversuch sogar schon eine Förderung über den unbehandelten Saft vor, die sich nach Ablauf von 24 Std noch erhöhte. Bei der Kontrolle 18,3 und dem Gesamtwuchsstoff 19,8 hatte die H_2O_2-Behandlung einen Zuwachs von 21,6. Sie lag also nach 24 Std um 9% höher als der unbehandelte Saft. Da das Auxin a durch das H_2O_2 zerstört worden war, kann diese Förderung nur auf der Beseitigung eines Hemmstoffes beruhen.

Die *kranke* Knolle ließ mit ihren bei H_2O_2-Behandlung und unbehandeltem Saft auch beim Test an frischen Zylindern fast gleichen Werten das Vorkommen H_2O_2-empfindlicher Wuchsstoffe wenig wahrscheinlich erscheinen. Der Mittelwert der 12 Versuche in den Wintern 1947 und 1948 betrug nach $2^1/_2$ Std für die Kontrolle 1,7 Teilstriche, für den unbehandelten Saft genau wie für die H_2O_2-Behandlung 2,2 Teilstriche. Nach 5 Std hatte die Kontrolle einen Zuwachs von 4,5, der unbehandelte Saft von 5,5 und die H_2O_2-Behandlung von 5,4. Nach 24 Std betrug das Verhältnis: Kontrolle 18,4, unbehandelter Saft 20,9 und H_2O_2-Behandlung 21,3. Wieder war eine leichte Förderung festzustellen, die für die Zerstörung eines Hemmstoffes sprach.

Auch die *10 Sommerversuche 1947* an frischen Zylindern ließen die Zerstörung eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes erkennen. Im Gegensatz zu den Winterversuchen erfolgte bei der H_2O_2-Behandlung eine sofortige Förderung (Abb. 12). Sie konnte weder durch Auxin, das ja zerstört worden war, noch durch Antiauxin, das bei frischen Zylindern zunächst keine Wachstumswirkung hat, hervorgerufen worden sein. Es muß in der gesunden Knolle außer diesen beiden Stoffen noch ein dritter vorkommen, der sofort wirksam und unempfindlich gegen H_2O_2 ist. Möglicherweise handelt es sich hier um die β-Indolyl-Essigsäure, die nur zum Teil durch H_2O_2 angegriffen wird. Fällt bei der H_2O_2-Behandlung nun auch noch ein Hemmstoff fort, dann ist die stärkere Anfangsförderung gegenüber dem unbehandelten Saft zu verstehen. Nach 5 Std ist diese Förderung jedoch schon in eine deutliche Minderung umgeschlagen. Die Zerstörung der H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe wirkt sich aus. Eine Auxinaktivierung aus dem Antiauxin, die ausgleichen könnte, scheint im Sommer nicht stattzufinden. Nimmt man für die Sommerversuche das Verschwinden des Antiauxins an, so erklärt sich auch daraus die anfängliche Förderung der H_2O_2-Behandlung, da neben dem H_2O_2-empfindlichen Hemmstoff auch noch die von FUNKE-SÖDING (1948) angenommene Antiauxinanfangshemmung wegfallen muß. Gegen das Vorkommen einer solchen Antiauxinhemmung spricht allerdings, daß bei den insgesamt 24 an frischen Zylindern durchgeführten Versuchen mit der H_2O_2-Behandlung nur 2 deutlich und einwandfrei im Anfangswert unter der Kontrolle lagen. Damit stehen meine Versuche im Gegensatz zu den Ergebnissen von FUNKE-SÖDING (1948) und MEYER (1950), die bei gleicher Versuchsanordnung überwiegend eine Anfangshemmung bekamen. Da sie neben diesen gehemmten Versuchen jedoch auch solche mit Förderungen fanden, bei meinen Testen aber auch vereinzelt Hemmungen auftraten, ist dieser Unterschied vielleicht nicht ganz so groß, wie er auf den ersten Blick erscheint. Eine absolute Hemmwirkung möchte ich dem Antiauxin auf Grund meiner Ergebnisse allerdings nicht zusprechen. Es besteht aber die Möglichkeit, daß es unter

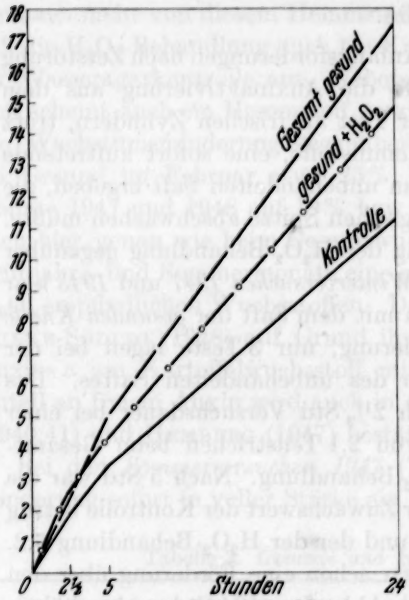

Abb. 12. Mai bis Juli 1947. Mittel aus 10 Testen. Alte Zylinder.

bestimmten, bisher noch nicht bekannten Umständen als Hemmstoff wirken kann.

Ergebnis. Der Anteil der gesunden Knolle an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen, vornehmlich Auxin a, ist nur gering. Er beträgt etwa 20% im Frühjahr und Sommer. Er ist den gleichen jahreszeitlichen Schwankungen wie der Gesamtwuchsstoff unterworfen. Die kranke Knolle ließ eine Zerstörung H_2O_2-empfindlicher Wuchsstoffe nicht erkennen. Das Vorkommen eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes konnte bestätigt werden. Er ist in der kranken Knolle wirksamer als in der gesunden. Eine Antiauxinaktivierung kann als sicher angesehen werden, wie aus den Versuchen an frischen Zylindern hervorging. Zum Sommer hin scheint das Antiauxin abzunehmen. Das Wuchsstoffgemisch enthält außer dem Auxin a und dem Antiauxin wahrscheinlich noch einen weiteren Wuchsstoff, der an frischen Zylindern sofort wirksam ist, vermutlich β-Indolyl-Essigsäure. Ein H_2O_2-beständiger Hemmstoff wird angenommen.

c) Behandlung mit HCl.

Nach Funke-Söding (1948) und Meyer (1950) besteht der größere Teil des Kartoffelwuchsstoffes aus Antiauxin, das als Gegenspieler des Auxins zunächst wachstumshemmend wirken soll. Es wurde vermutet, daß aus dem Antiauxin durch Hydrolyse Auxin frei wird. Die vorhergehend beschriebenen Versuche zeigten die Beständigkeit des Antiauxins gegen eine H_2O_2-Behandlung. Dagegen ist es gegen Säure empfindlich, wie Funke-Söding (1948) nachwiesen.

Von dieser Voraussetzung ausgehend, suchte ich durch Behandlung des Knollensaftes mit Salzsäzre — wie in der Methodik beschrieben — das Antiauxin zu zerstören und damit seine Bedeutung innerhalb des Gesamtwuchsstoffes festzustellen.

Besonders aufschlußreich zeigten sich Versuche an *frischen Zylindern.*

In den Wintermonaten 1947 und 1947/48 wurde die HCl-Behandlung des Saftes gesunder Knollen insgesamt 15mal, die des Saftes kranker Knollen 13mal an frischen Zylindern getestet (Abb. 13 und 14). Statt der durch den Fortfall der Antiauxinhemmung zu erwartenden Anfangsförderung gegenüber dem unbehandelten Saft, ergaben sich nach $2^1/_2$ Std ausgesprochene Wachstumsminderungen, die bei Gesund sogar leicht unter den Kontrollwerten lagen. Diese Minderung war auch für den Einzelversuch charakteristisch. Nur je 3 Versuche bei Gesund und Krank ließen eine Anfangsförderung erkennen. Nach 5 Std und später ging die Wachstumsminderung gegenüber dem unbehandelten Saft mehr und mehr zurück und schlug bei Gesund sogar in eine deutliche Förderung um. Bei Krank blieb sie zwar erhalten, doch hatten sich die Werte nach 24 Std denen des unbehandelten Saftes fast angeglichen. Die

Anfangsminderung war bei der gesunden Knolle stärker als bei der kranken, dafür war aber auch die Endförderung größer.

Eine Deutung dieser zunächst so unerklärlichen Ergebnisse scheint mir mit folgender *Hypothese* möglich zu sein: Der Zusatz der Salzsäure hydrolysiert das Antiauxin des Knollensaftes. Bereits STEWART (1939) konnte durch Hydrolyse (allerdings alkalische) aus einem Hemmstoff von Raphanus einen Wuchsstoff gewinnen. Die Wahrscheinlichkeit einer solchen Hydrolyse auch beim Kartoffelwuchsstoff ging aus den Versuchsergebnissen von FUNKE-SÖDING (1948) und MEYER (1950) her-

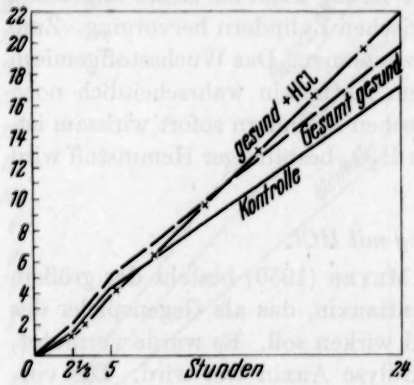

Abb. 13. Winter 1947 und 1947/48. Mittel aus 15 Testen. Frische Zylinder.

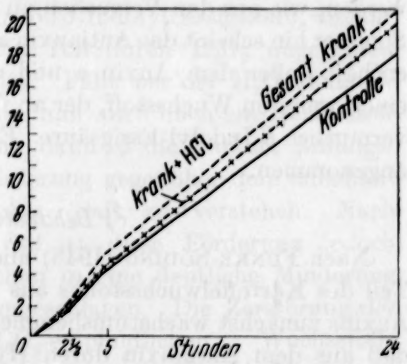

Abb. 14. Winter 1947 und 1947/48. Mittel aus 13 Testen. Frische Zylinder.

vor. Diese Hydrolyse macht schlagartig eine große Menge von Auxin aus dem Antiauxin frei, die dann zusammen mit dem bereits vorhanden gewesenen freien Auxin einen Überschuß an Wuchsstoff bildet, mit dem die Testkoleoptile überschwemmt wird. Diese überoptimale Menge kann zunächst nicht zum Wachstum verwendet werden. Sie äußert sich in einer Wachstumsminderung gegenüber dem unbehandelten Saft. Im Laufe der Zeit gelingt es dem Testzylinder, diesen „Wuchsstoffberg" abzutragen, sei es durch eine erneute Inaktivierung des Auxins durch irgendwelche in der Koleoptile enthaltenen oxydierenden Stoffe oder aber durch einen allmählichen Verbrauch. Dabei wird schließlich eine optimale Wuchsstoffmenge erreicht, die wachstumsfördernd wirkt und über die Wuchsstoffwirkung des unbehandelten Saftes hinausgehen kann, da bei diesem die Antiauxinhydrolyse nur schrittweise vor sich geht, vielleicht auch mit einer Antiauxinhemmung gerechnet werden muß.

Die bei der *kranken* Knolle schwächere Anfangshemmung läßt sich durch ihren geringeren Gehalt an Antiauxin erklären. Da sich für sie freies Auxin nicht nachweisen ließ (vgl. die H_2O_2-Versuche), kann der durch die Hydrolyse erzielte Wuchsstoffüberschuß nicht so groß sein.

Die Wachstumsminderung darf sich deshalb auch nicht so stark auswirken als bei Gesund. Die optimale Wuchsstoffmenge muß eher erreicht werden und damit auch die Wachstumsförderung eher einsetzen. Die kranke Knolle kann also in diesem Fall ihren Wuchsstoffvorrat besser ausnutzen als die gesunde. Die Förderungen müssen nach 24 Std prozentual gesehen höher liegen als bei Gesund. Tatsächlich war eine solche starke Endförderung bei der HCl-Behandlung der kranken Knolle charakteristisch für den Test an alten Zylindern. Das etwas abweichende Endergebnis beim Test an frische Zylindern hat seine Ursache möglicherweise in einem normalerweise verdeckten Hemmstoff, der an frischen Zylindern besonders wirksam ist.

Alte Zylinder. Auch hier ließen sich die Versuchsergebnisse mit Hilfe der oben angedeuteten Hypothese deuten. Im *Winter 1947* wurden 6 Versuche mit dem Saft gesunder und kranker Knollen bei gleicher Kontrolle durchgeführt. Die Zuwachswerte der HCl-Behandlungen lagen nach $2^1/_2$ Std mit 3,5 Teilstrichen bei Krank und mit 3,2 bei Gesund fast gleich mit der Kontrolle 3,2, wogegen der unbehandelte Saft bei Gesund mit 4,0, bei Krank mit 4,4 deutlich gefördert war. Nach 5 Std zeigte der unbehandelte Saft von Gesund mit 7,0 gegenüber der Kontrolle 5,6 weiterhin eine Förderung, doch lag nun auch die HCl-Behandlung mit 6,3 über der Kontrolle. Bei Krank hatten unbehandelter Saft und Behandlung den gleichen Zuwachs von 5,9. Hier war die Anfangsminderung bereits ausgeglichen. Nach 24 Std ging die HCl-Behandlung bei Gesund mit 15,5 deutlich über den unbehandelten Saft 13,1 und die Kontrolle 10,7 hinaus. Bei Krank war der Unterschied zwischen Behandlung 14,7 und unbehandeltem Saft 11,2 noch stärker.

Der *Winter 1947/48* brachte im Mittel der je 11 Versuche entsprechende Ergebnisse (Abb. 15 und 16). Wieder stimmten die Anfangswerte bei den Behandlungen mit denen der Kontrollen fast überein, ein Zeichen, daß der Wuchsstoff noch nicht ausgenutzt werden konnte. Nach 5 Std war noch keine wesentliche Änderung eingetreten. Nach 24 Std hatte bei Gesund die HCl-Behandlung den unbehandelten Saft eingeholt, bei Krank lag sie weit über den Werten des Gesamtwuchsstoffes.

Meyer (1950) versuchte, bei ähnlichen Ergebnissen mit der HCl-Behandlung, die starken Endförderungen mit der Zerstörung eines HCl-empfindlichen Hemmstoffes zu erklären. Damit lassen sich aber nicht die anfänglichen Wachstumsminderungen deuten.

Während des *Sommers 1948* getesteter Knollensaft erzielte bei der HCl-Behandlung zwar noch die erwartete Anfangsminderung bei Gesund und Krank, zeigte jedoch im Gegensatz zu den Winterversuchen nach Ablauf von 24 Std keinerlei Förderung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff.

Das kam im Mittel der je 11 Versuche klar zum Ausdruck (Abb. 17 und 18). Da diese Wachstumsminderung während der ganzen Versuchsdauer

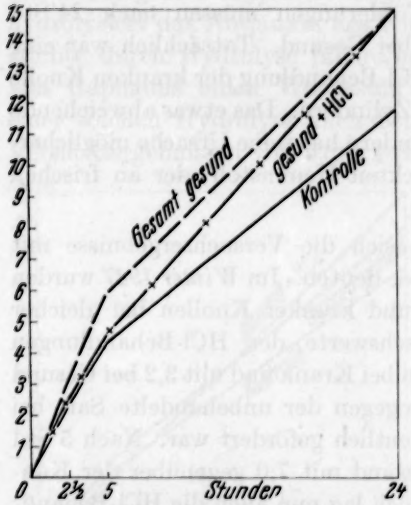

Abb. 15. Winter 1947/48. Mittel aus 11 Testen. Alte Zylinder.

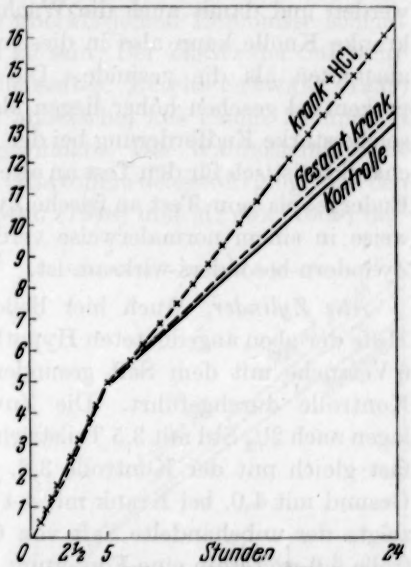

Abb. 16. Winter 1947/48. Mittel aus 11 Testen. Alte Zylinder.

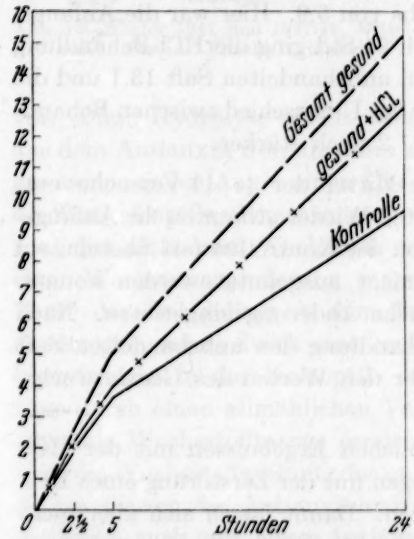

Abb. 17. Sommer 1948 (Mai bis Juli). Mittel aus 11 Testen. Alte Zylinder.

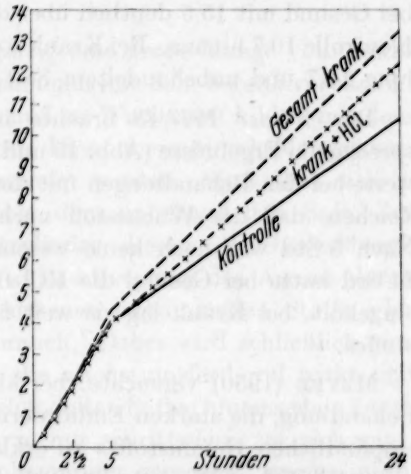

Abb. 18. Sommer 1948 (Mai bis Juli). Mittel aus 11 Testen. Alte Zylinder.

annähernd konstant blieb, konnte sie nicht auf einem Wuchsstoffüberschuß als Folge der Antiauxinhydrolyse beruhen. Es mußte sich hierbei um die Zerstörung eines HCl-empfindlichen Wuchsstoffes handeln. Daß

außer dem Auxin und dem Antiauxin noch ein weiterer Wuchsstoff im Knollensaft enthalten ist, ließen schon die H_2O_2-Versuche erkennen. Es wurde die Vermutung ausgesprochen, daß es sich dabei vielleicht um Heteroauxin handeln könne. Heteroauxin ist aber säureempfindlich! Vermutlich sind daher die beiden bei der HCl- und der H_2O_2-Behandlung gefundenen Wuchsstoffe identisch, nämlich *Heteroauxin*. Dieser säureempfindliche Wuchsstoff scheint in der gesunden Knolle in stärkerer Konzentration vorzukommen als in der kranken, da hier die Wachstumsminderung nach der HCl-Behandlung größer ist. Auch der H_2O_2-beständige Wuchsstoff ließ sich vor allem in der gesunden Knolle feststellen.

Die 11 Sommerversuche einzeln betrachtet zeigten, daß zum Sommer hin tatsächlich ein Abbau des Antiauxins erfolgt, wie er schon in Zusammenhang mit den Versuchen mit Gesamtwuchsstoff (vgl. S. 695) und H_2O_2-Behandlung (vgl. S. 699) vermutet wurde. Damit erklärt sich auch das Ausbleiben der Endförderung bei den HCl-Versuchen im Sommer. Diese Endförderung war Anfang Mai noch bei Gesund und Krank deutlich (Gesund 3 Versuche, Krank 2). Ab Mitte Mai wurde sie durch die bereits besprochene konstante Wachstumsminderung gegenüber dem unbehandelten Saft abgelöst. Nur einmal trat bei Gesund noch eine Förderung im Juli auf, die aber gleich mit Versuchsbeginn einsetzte. Bei Krank waren es noch 2 Ausnahmen, die die Reihe der Versuche mit konstanten Minderungen unterbrachen. Bei den hier untersuchten Knollen war der für diese Jahreszeit charakteristische Antiauxinabbau unterblieben, vielleicht als Folge eines besonderes starken Virusbefalls, auf den die sehr niedrigen Zuwachswerte des unbehandelten Saftes hinwiesen.

Ergebnis. Eine Hydrolyse des Antiauxins durch die Salzsäure kann als sicher angesehen werden. Der Anteil an Antiauxin ist in der gesunden Knolle stärker. Die normale Kartoffelknolle baut das Antiauxin zum Sommer hin weitgehend ab. Die Knolle enthält einen HCl-empfindlichen Wuchsstoff, der vermutlich mit dem an frischen Zylindern sofort wirksamen H_2O_2-beständigen Wuchsstoff identisch ist (Heteroauxin). Er ist bei Gesund stärker vertreten als bei Krank. Zur Erklärung der starken Endförderungen bei den HCl-Versuchen, besonders bei kranken Knollen, wurde eine Hypothese aufgestellt.

d) Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl.

Die Kombination der Behandlung H_2O_2 + HCl sollte 1. das in der Knolle enthaltene freie Auxin ausschalten, 2. das Antiauxin hydrolisieren und 3. den HCl-empfindlichen Wuchsstoff und den H_2O_2-empfindlichen Hemmstoff beseitigen. Getestet wurde an alten und frischen Zylindern. Von besonderem Interesse war das Verhältnis der Zuwachs-

werte der Doppelbehandlung zu denen des unbehandelten Saftes, aber auch der Vergleich mit den HCl- und H_2O_2-Behandlungen.

Traf die Annahme, daß bei einer Antiauxinhydrolyse mit Salzsäure ein Wuchsstoffüberschuß auftritt, zu, so mußte bei der Doppelbehandlung, genau wie bei der HCl-Behandlung, zunächst mit einer Wachstumsminderung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff gerechnet werden, die aber nach 24 Std in eine Förderung umgeschlagen sein mußte. Die Anfangsminderung durfte nicht so stark sein wie bei der HCl-Behandlung, da

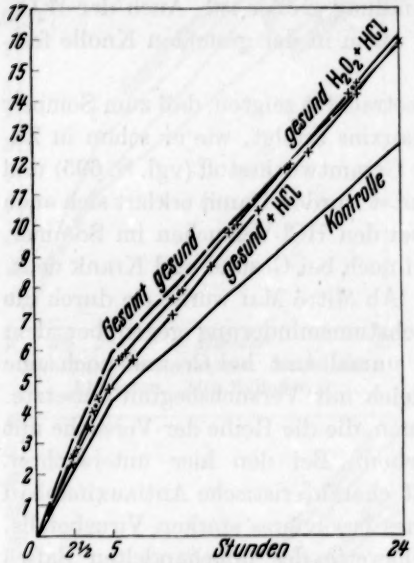

Abb. 19. Dezember 1947. Mittel aus 9 Testen. Alte Zylinder.

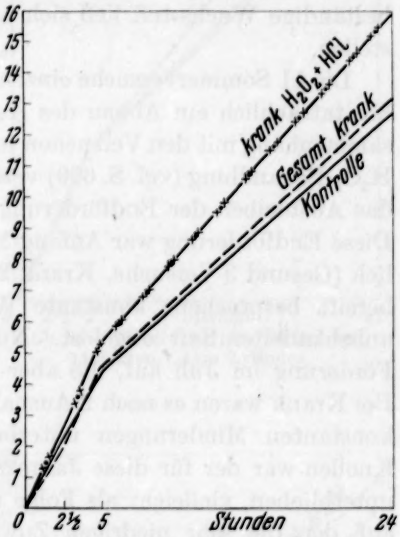

Abb. 20. Winter 1947/48. Mittel aus 9 Testen. Alte Zylinder.

bei der Doppelbehandlung durch die Zerstörung des freien Auxins und eventuell anderer Wuchsstoffe der Wuchsstoffüberschuß nicht mehr so groß, außerdem aber auch noch der H_2O_2-empfindliche Hemmstoff zerstört worden war. Die Wachstumsförderung mußte eher einsetzen. Frische und alte Zylinder mußten in ihren Anfangswerten gleichermaßen die Wachstumsminderung vorweisen.

Alte Zylinder (Winterversuche). Das Mittel der 9 Versuche im Dezember 1947 mit der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl am Saft der *gesunden* Knolle brachte die Bestätigung (Abb. 19). Als Vergleich wird die im gleichen Zeitraum, bei gleicher Versuchszahl und gleicher Kontrolle getestete HCl-Behandlung angeführt. Zunächst trat die erwartete Wachstumsminderung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff auf, die schwächer war als bei der HCl-Behandlung. Nach 24 Std stimmten die Werte für Gesamtwuchsstoff, Doppelbehandlung und HCl-Behandlung fast überein. Da es sich bei diesen Versuchen um den Monat Dezember

handelte, in dem der Gehalt an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen stark herabgesetzt ist (vgl. H_2O_2-Versuche S. 697), mußten hier beide Behandlungen im Endergebnis annähernd gleich sein.

An der *kranken* Knolle wurden im Winter 1947/48 ebenfalls 9 Versuche mit der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl durchgeführt (Abb. 20). Bei einer Kontrolle von 2,2 nach $2^1/_2$ Std zeigte der Zuwachswert der Doppelbehandlung mit 2,6 Teilstrichen bereits eine deutliche Förderung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff 2,0. Statt der Anfangsminderung durch den Auxinüberschuß bei Gesund, konnte bei Krank die Förderung sofort einsetzen, da Krank weniger Antiauxin besitzt als Gesund, also auch nur weniger Auxin durch Hydrolyse frei werden kann. Außerdem war bei Krank durch die H_2O_2-Behandlung auch noch der H_2O_2-empfindliche Hemmstoff zerstört worden, von dem die kranke Knolle einen stärkeren Anteil enthält. Nach 5 Std betrugen die Zuwachswerte: Kontrolle 4,4, Gesamtwuchsstoff 4,6 und Doppelbehandlung 5,4. Im Endwert lag die Doppelbehandlung mit 15,9 deutlich über dem Gesamtwuchsstoff 13,2 und der Kontrolle 12,7. Es ergab sich ein ähnliches Bild wie bei den HCl-Versuchen an kranken Knollen im gleichen Zeitraum (vgl. Abb. 16, S. 704). Wieder trat bei Krank die charakteristische Endförderung auf, die schon von MEYER (1950) bei gleicher Versuchsanordnung für die Doppelbehandlung an der kranken Knolle angeführt wird.

Bevor ich nun auf die Sommerversuche an alten Zylindern eingehe, möchte ich erst noch die an frischen Zylindern durchgeführten Winterversuche besprechen, die, wie bereits angeführt, den Versuchen an alten Zylindern angeglichen sein mußten.

Frische Zylinder (Winterversuche). Die Versuche fielen in die Monate Januar bis März, in eine Zeit also, in der das Wuchsstoffdefizit des Dezembers sich langsam wieder auffüllt. Im Endergebnis mußte sich bei Gesund der Ausfall eines Teiles der Wuchsstoffe durch die Doppelbehandlung als schwächere Förderung im Vergleich zur HCl-Behandlung auswirken.

Im Verhältnis zu den Zuwachswerten der Kontrollen traten bei der Doppelbehandlung (Tabelle 4) sowohl bei Gesund als auch bei Krank in den ersten Stunden des Versuchsablaufes Hemmungen auf, die erst nach 24 Std ausgeglichen und in Wachstumsförderungen umgeschlagen waren. Diese Hemmungen konnten in der gleichen Zeit an alten Zylindern nicht festgestellt werden. Möglicherweise sind sie auf einen Hemmstoff zurückzuführen, der an frischen Zylindern besonders wirksam ist, wie er auch schon bei den HCl-Versuchen an frischen Zylindern (vgl. S. 703) vermutet wurde.

Frische Zylinder (Sommerversuche). Diese Hemmwirkung konnte bei den 8 Versuchen mit der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl am Saft der gesunden Knollen im Sommer 1947 nicht mehr festgestellt werden

(Abb. 21). Gesamtwuchsstoff und Doppelbehandlung hatten nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer die gleichen Zuwachswerte. Nach 5 Std wirkte sich jedoch bereits die Zerstörung eines Teiles der Wuchsstoffe durch die Doppelbehandlung aus. Nach 24 Std trat die Wachstumsminderung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff noch stärker hervor. Die für die Antiauxinhydrolyse kennzeichnende Endförderung war nicht mehr zu erkennen. Das Kurvenbild entsprach dem mit der H_2O_2-Behandlung an frischen Zylindern im gleichen Sommer (vgl. Abb. 12, S. 700). Damit ließen auch diese Versuche den Abbau des Antiauxins zum Sommer hin wahrscheinlich erscheinen.

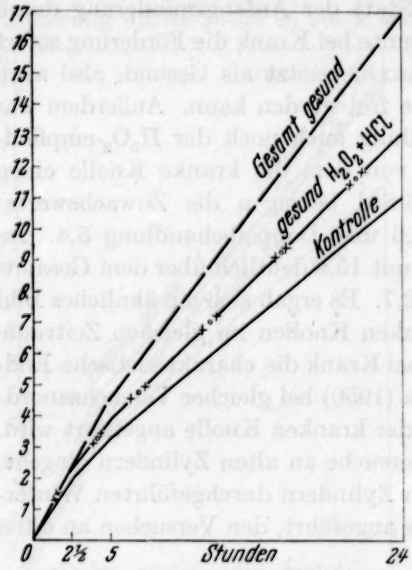

Abb. 21. Sommer 1947. Mittel aus 8 Testen. Frische Zylinder.

Alte Zylinder (Sommerversuche). Bei den alten Zylindern war bis Mitte Mai die durch die Antiauxinhydrolyse bewirkte Endförderung zu erkennen, entsprechend der Feststellung, die schon bei den HCl-Versuchen gemacht worden war (S. 705). Von den 9 Versuchen mit der Doppelbehandlung am Saft der *gesunden* Knolle während der Monate Mai und Juni 1948 fielen die 3 ersten für eine Bewertung als Sommerversuche aus (Abb. 22). Ihre starken Endförderungen übertrafen die Werte der Winterversuche bei weitem und glichen den Förderungen, die mit der Doppelbehandlung während der Wintermonate an kranken Knollen erzielt worden waren (vgl. Abb. 20, S. 707). Diese hohen Zuwachswerte waren

Tabelle 4. *Gesunde und kranke Kartoffelknollen.*

Zuwachswerte in						
$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std		$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std
Behandlung H_2O_2 + HCl Mittel aus 8 Testen			Winter 1948	HCl-Behandlung Mittel aus 5 Testen		
1,6	4,8	19,3	Kontrolle	1,5	4,3	17,2
2,1	5,1	21,6	Gesamtwuchsstoff gesund	2,1	5,1	19,8
1,4	3,4	20,2	Behandlung	1,4	4,0	21,9
Mittel aus 9 Testen				Mittel aus 13 Testen		
1,8	5,0	20,0	Kontrolle	1,6	4,4	18,1
2,4	5,9	22,9	Gesamtwuchsstoff krank	2,2	5,5	20,9
1,5	4,3	21,4	Behandlung	1,9	4,6	20,1

mit einem verminderten Antiauxingehalt der kranken Knolle erklärt. Das gilt in diesem Fall auch für die gesunde Knolle, die ihr Antiauxin in den Frühjahrsmonaten nach und nach abbauen wird, so daß zu Beginn Mai ihre Antiauxinmenge ungefähr der der kranken Knolle im Winter entspricht. Die Hydrolyse durch die Doppelbehandlung machte Auxin frei, das nun gleich in optimaler Konzentration vorlag und eine sofort einsetzende Wachstumsförderung bewirken konnte.

Die übrigen 6 Versuche von Mitte Mai bis Juni 1948 brachten übereinstimmend eine den ganzen Versuchsverlauf hindurch andauernde Wachstumsminderung gegenüber

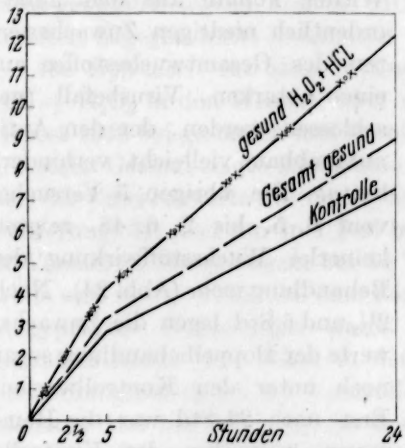

Abb. 22. Anfang Mai 1948. Mittel aus 3 Testen, bei denen der Knollensaft noch Antiauxin enthielt. Alte Zylinder.

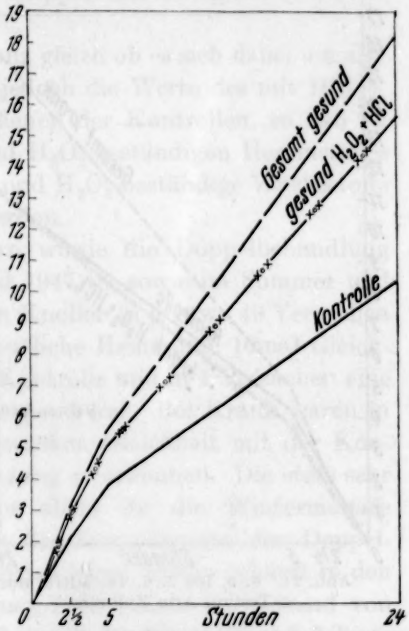

Abb. 23. Mitte Mai bis Juli 1948. Mittel aus 6 Testen, die den Abbau des Antiauxins zeigten. Alte Zylinder.

dem unbehandelten Saft, deren stärkste Auswirkung nach 24 Std erreicht war (Abb. 23). Damit wiederholten sich die Ergebnisse der 9 Versuche des Vorjahres, die mit der Doppelbehandlung am Saft der gesunden Knollen während der Zeit vom 14. 5. bis 9. 7. 47 erzielt wurden. Auch hier war die Wachstumsminderung nach $2^1/_2$ Std bei der Doppelbehandlung gegenüber dem Gesamtwuchsstoff zunächst noch gering. Beide Werte lagen aber beträchtlich über der Wasserkontrolle. Nach 5 Std hatte sich diese Minderung mit 5,5 bei der Doppelbehandlung zum Gesamtwuchsstoff, 6,0 und der Kontrolle 4,1 schon etwas erhöht. Deutlich wurde sie jedoch erst nach 24 Std, wo die Zuwachswerte für den Gesamtwuchsstoff 13,8, für die Doppelbehandlung 12,1 und für die Kontrolle 8,3 betrugen. Diese Ergebnisse deckten sich mit denen der H_2O_2-Behandlung an alten Zylindern während der Sommermonate (vgl. S. 698). Da H_2O_2-Antiauxin nicht angreift, nach der Doppel-

behandlung aber das Antiauxin zerstört sein mußte, hätten sich beide Versuchsreihen bei der Anwesenheit von Antiauxin verschieden verhalten müssen. Die Gleichheit ihres Verlaufes scheint mir eine erneute Bestätigung zu sein, daß tatsächlich der Abbau des Antiauxinszum Sommer hin erfolgt sein muß.

Versuche mit dem Saft der *kranken Knolle* ließen ebenfalls das Verschwinden des Antiauxins erkennen. Im Sommer 1948 wurden 8 Versuche mit der Doppelbehandlung getestet. Drei Versuche zeigten noch Endförderungen, ein Zeichen, daß hier noch eine Antiauxinhydrolyse vor sich gegangen war. Wieder konnte aus den außerordentlich niedrigen Zuwachswerten des Gesamtwuchsstoffes auf einen starken Virusbefall geschlossen werden, der den Antiauxinabbau vielleicht verhindert hatte. Die übrigen 5 Versuche, vom 6. 5. bis 2. 6. 48, zeigten keinerlei Wuchsstoffwirkung der Behandlung mehr (Abb. 24). Nach $2^1/_2$ und 5 Std lagen die Zuwachswerte der Doppelbehandlung sogar noch unter den Kontrollwerten. Erst nach 24 Std war die Hemmung gegenüber der Kontrolle ausgeglichen. Die Doppelbehandlung hatte bei Krank im Sommer alle vorhandenen Wuchsstoffe zerstört. Ein gegen HCl und H_2O_2 beständiger Hemmstoff, der normalerweise von den Wuchsstoffen verdeckt wurde, konnte in Erscheinung treten und das Wachstum der Testzylinder in den ersten Stunden des Versuches hemmen.

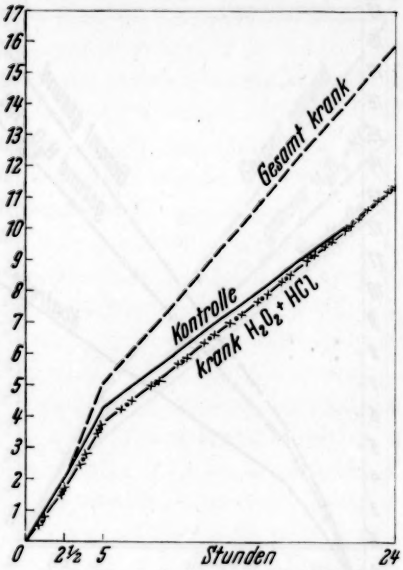

Abb. 24. 6. 5. bis 2. 6. 48. Mittel aus 5 Testen. Alte Zylinder.

Ergebnis. Die Ergebnisse der H_2O_2- und der HCl-Versuche wurden bestätigt. Auch für die Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl ließ sich die Hypothese des durch eine Antiauxinhydrolyse hervorgerufenen Wuchsstoffüberschusses anwenden. Die Sommerversuche wiesen ebenfalls auf einen Abbau des Antiauxins hin. Ein vielleicht nur an frischen Zylindern wirksamer Hemmstoff wurde vermutet. Versuche an kranken Knollen im Sommer 1948 deuteten das Vorkommen eines H_2O_2- und HCl-beständigen Hemmstoffes an.

e) Doppelbehandlung HCl + H_2O_2.

Versuche mit der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 sollten über das Vorkommen weiterer Wuchs- und Hemmstoffe Aufklärung bringen. Die

Behandlung des Knollensaftes mit Salzsäure sollte zunächst das Antiauxin hydrolysieren, zugleich aber auch den HCl-empfindlichen Wuchsstoff zerstören. Das anschließend zugesetzte H_2O_2 machte das durch die Hydrolyse entstandene, wie das bereits vorhanden gewesene Auxin unwirksam und schaltet den H_2O_2-empfindlichen Hemmstoff aus. Waren damit alle in der Kartoffelknolle enthaltenen Wuchs- und Hemmstoffe beseitigt, so mußten sich die Werte der Doppelbehandlung mit denen der Wasseragarkontrolle decken.

Bei der Mehrzahl aller Versuche, ganz gleich ob es sich dabei um alte oder frische Zylinder handelte, lagen jedoch die Werte des mit HCl + H_2O_2 behandelten Saftes weit unter denen der Kontrollen, so daß an dem Vorkommen eines gegen HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes nicht gezweifelt werden konnte. HCl- und H_2O_2-beständige Wuchsstoffe konnten dagegen nicht festgestellt werden.

Alte Zylinder. An alten Zylindern wurde die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 in den Wintern 1947 und 1947/48, sowie im Sommer und Herbst 1948 bei gesunden und kranken Knollen in je etwa 40 Versuchen getestet. Gesund zeigte 26mal eine deutliche Hemmung, 10mal Gleichheit der Zuwachswerte mit denen der Kontrolle und in 4 Versuchen eine Förderung, die aber nur in 1 Fall bedeutend war. Bei Krank waren in 30 Versuchen Hemmungen, bei 11 Versuchen Gleichheit mit der Kontrolle und nur in 1 Versuch eine Förderung zu erkennen. Die stets sehr ausgeprägten Hemmungen waren vor allem für die Wintermonate charakteristisch. Die Fälle, in denen die Zuwachswerte der Doppelbehandlung mit denen der Kontrolle gleich lagen, traten gehäuft in den Monaten Mai bis Juli auf. Im Sommer 1948 wiesen bei Gesund von 15 durchgeführten Versuchen 8 Gleichheit mit der Kontrolle auf, 6 Teste brachten deutliche Hemmungen, 1 eine schwache Förderung. Bei der kranken Knolle waren es je 7 Versuche mit Hemmungen und mit Kontrollengleichheit. Auch hier war nur 1 Versuch gefördert.

Die vereinzelten Versuche, in denen Förderungen auftraten, erklären sich vielleicht durch irgendwelche, bisher noch unbekannte Sekundärwirkungen, ähnlich wie sie auch von Meyer (1950) bei ihren Versuchen mit der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 vermutet wurden. Auf das Vorkommen solcher Nebenwirkungen ließen auch die Kontrollversuche mit den Doppelbehandlungen H_2O_2 + HCl und HCl + H_2O_2 an frischen Zylindern schließen (vgl. S. 688).

Das Ergebnis dieser Versuche im einzelnen macht eine Abnahme des Hemmstoffes zum Sommer hin wahrscheinlich. Ob dabei ein Zusammenhang zwischen dem Abbau des Antiauxins, der ja auch in den Sommermonaten erfolgt, und der Abnahme des Hemmstoffes besteht, ließ sich aus diesen Versuchen nicht ersehen.

Der Gegensatz meiner Versuchsergebnisse zu denen die Meyer (1950) bei der gleichen Behandlung hatte, ist nur scheinbar. Meyer

führt im Mittel für die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 bei Gesund eine geringe, bei Krank eine deutliche Förderung an. Ein Vergleich ihrer Einzelversuche ließ neben geförderten aber auch Versuche mit Kontrollengleichheit und solche mit Hemmungen erkennen, etwa in der Art, wie sie bei meinen April-Mai-Versuchen auftraten. Da ihre Versuche in die Zeit von Mitte März bis April einschließlich fielen, also in einen Zeitpunkt, in dem die Abnahme des Hemmstoffes einsetzt, jedoch noch nicht in allen Fällen durchgeführt ist, läßt sich dieser Unterschied ohne weiteres erklären.

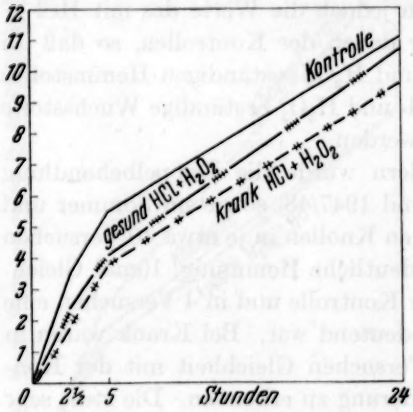

Abb. 25. Winter 1947. Mittel aus 5 Testen. Alte Zylinder.

Die Wirkung des HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes zeigte sich besonders deutlich zu Beginn des Versuches, schwächte sich aber im Laufe von 24 Std mehr und mehr ab, ohne ganz zu verschwinden (Abb. 25). Wahrscheinlich wird ein Teil des Hemmstoffes mit der Zeit von der Testkoleoptile unwirksam gemacht.

Der Hemmstoffgehalt der kranken Knolle ist höher als der der gesunden. Bei Krank bewirkte nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer der Hemmstoff bei allen Versuchen eine Wachstumsminderung von durchschnittlich 50% gegenüber der Kontrolle. Bei Gesund betrug die Minderung ungefähr 30—40%.

Für die Sommerversuche (Tabelle 5) gilt das bereits oben Gesagte, daß ein Teil der Einzelversuche keine Hemmwirkung mehr gab. Da

Tabelle 5. *Gesunde und kranke Kartoffelknollen.*

	Zuwachswerte nach			Zuwachs gegenüber der Kontrolle in % nach		
	$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std	$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std
Winter 1947/48 (Mittel aus je 16 Versuchen).						
Kontrolle	2,1	4,5	11,5			
Gesund HCl + H_2O_2 . . .	1,3	3,1	10,5	—38	—31	—9
Kontrolle	2,2	4,7	11,9			
Krank HCl + H_2O_2 . . .	1,1	3,1	8,9	—50	—34	—25
Sommer 1948 (Mittel aus je 15 Versuchen).						
Kontrolle	1,8	3,4	8,1			
Gesund HCl + H_2O_2 . . .	1,2	2,3	7,2	—33	—32	—11
Kontrolle	1,8	3,6	8,8			
Krank HCl + H_2O_2 . . .	0,9	2,2	8,0	—50	—39	—9

jedoch auch keine Förderungen auftraten, mußten bei der Berechnung des Mittelwertes die Versuche mit einer Hemmstoffwirkung ausschlaggebend sein. Daher ergeben sich prozentual gesehen ähnliche Werte wie bei den Winterversuchen.

Der Unterschied zwischen dem Hemmstoffgehalt der gesunden und kranken Knollen trat bei den Oktoberversuchen 1948 besonders deutlich hervor (Abb. 26). Danach hat die frischgeerntete Knolle, vor allem die kranke, einen außerordentlich hohen Anteil an HCl- und H_2O_2-beständigem Hemmstoff. Das deuteten auch schon die Versuche mit dem Gesamtwuchsstoff an (vgl. S. 694).

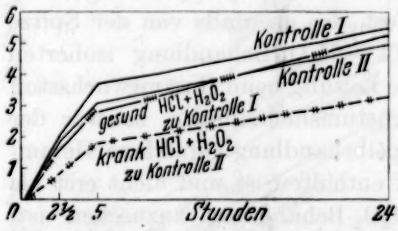

Abb. 26. Oktober 1948. Mittel aus je 4 Testen. Frischgeerntetes Material. Alte Zylinder.

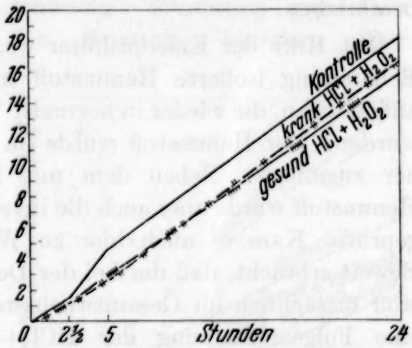

Abb. 27. Winter 1947/48. Mittel aus 10 Testen. Frische Zylinder.

Frische Zylinder. Versuche an frischen Zylindern wurden nur in den *Wintermonaten* der Jahre *1947* und *1948* durchgeführt. Auch hier ließ sich deutlich die Hemmung durch den HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoff erkennen, die von Versuchsbeginn an zu verfolgen war. Im Gegensatz zu den alten Zylindern hatte sie ihren Schwerpunkt nicht nach $2^1/_2$ Std, sondern nach 5 Std Versuchsdauer. Nach diesem Zeitpunkt ist der physiologische Zustand des frischen Testzylinders dem des alten gleichzusetzen. Das Mittel der 10 Versuche im Winter 1947/48 zeigte im Endergebnis für Gesund eine stärkere Hemmung als für Krank (Abb. 27). Die Ursache lag in 2 deutlich geförderten Versuchen bei Krank, die im Mittel die 5 starken Hemmungen abschwächten, wogegen bei Gesund nur 1 schwach geförderter Versuch den Mittelwert kaum beeinflußte. Ließ man bei Krank die beiden geförderten Versuche unberücksichtigt, so erwies sich auch hier, daß Krank, genau wie bei den Versuchen an alten Zylindern, den höheren Anteil an Hemmstoff besaß. Die Wachstumsminderung trat bei den frischen Zylindern nicht in der gleichen Stärke auf wie bei den alten. Es zeigte sich auch hier die geringere Empfindlichkeit der frischen Testkoleoptile, die bereits im Test mit dem Gesamtwuchsstoff festgestellt werden konnte (vgl. S. 696).

f) Ergänzungsversuche mit inverser Leitung.

Bei allen bisher besprochenen Versuchen waren die Wuchs- bzw. Hemmstoffe den Testzylindern stets von der Spitze aus zugeführt worden. Daraus ergab sich für den HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoff, daß er, genau wie das Auxin und das Antiauxin, basipetal wandern kann. Versuche mit inverser Leitung sollten zeigen, ob der Hemmstoff außerdem noch akropetal zu leiten war. Die bei diesen Versuchen angewandte Technik wurde bereits in der Methodik (S. 686) ausführlich beschrieben.

Mit Hilfe der Koleoptilfilter wurde der durch die HCl- und H_2O_2-Behandlung isolierte Hemmstoff invers geleitet und in Agarwürfeln aufgefangen, die wieder in normaler Weise am Koleoptilzylinder getestet wurden. Der Hemmstoff wurde im Test also ebenfalls von der Spitze her zugeführt. Neben dem mit HCl + H_2O_2-Behandlung isolierten Hemmstoff wurde aber auch die inverse Leitung beim Gesamtwuchsstoff geprüft. Kam es auch hier zu Wachstumshemmungen, so war der Beweis erbracht, daß der bei der Doppelbehandlung gefundene Hemmstoff tatsächlich im Gesamtwuchsstoff enthalten ist und nicht erst als eine Folgeerscheinung der HCl + H_2O_2-Behandlung anzusehen ist. Weiterhin war damit aber auch die Fähigkeit dieses Hemmstoffes bewiesen, basi- und akropetal zu wandern. Naturgemäß durfte bei der inversen Leitung des Gesamtwuchsstoffes die Hemmung nicht in der gleichen Stärke auftreten wie bei dem durch die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 isolierten Hemmstoff, da der Gesamtwuchsstoff außerdem das ebenfalls akropetal leitbare Antiauxin enthielt, aus dem Auxin aktiviert werden konnte.

Die von mir beobachtete Wanderungsgeschwindigkeit des Hemmstoffes im Koleoptilfilter von mindestens 0,6—0,7 cm in der Stunde entspricht ungefähr der des Auxins, das in 1 Std um etwa 1 cm wandert. Das legt die Vermutung nahe, daß es sich bei diesem Hemmstoff um ein Auxinderivat handelt.

Alte Zylinder. Im *Januar—Februar 1948* wurden an alten Zylindern 6 Versuche mit inverser Leitung durchgeführt (Abb. 28 und 29). Der durch die Doppelbehandlung isolierte Hemmstoff war in seiner Wirksamkeit deutlich zu erkennen. Bei *Gesund* waren die Werte des invers geleiteten Hemmstoffes mit denen des isolierten, ohne Zwischenschaltung eines Koleoptilfilters getesteten Hemmstoffes fast gleich, bei Krank war nach $2^1/_2$ Std und nach 5 Std die Hemmung beim invers geleiteten Hemmstoff nicht ganz so ausgeprägt, entsprach nach 24 Std aber genau der des nicht invers geleiteten. Bei der inversen Leitung wird danach der Hemmstoff in seinen Eigenschaften kaum beeinträchtigt. Der Gesamtwuchsstoff konnte nach inverser Leitung bei Gesund zwar eine starke Wachs-

tumsminderung gegenüber dem normal getesteten Gesamtwuchsstoff erzielen, eine Hemmung gegenüber der Wasseragarkontrolle trat jedoch nicht auf. Nach $2^1/_2$ Std waren die Zuwachswerte für Kontrolle und invers geleiteten Gesamtwuchsstoff gleich. Freies Auxin, das nicht akropetal zu wandern vermag, war durch die inverse Leitung ausgeschaltet. Aus dem Antiauxin war noch nicht soviel Auxin aktiviert worden, daß eine Förderung eintreten konnte. Sie setzte sich erst nach 5 Std durch und blieb während des weiteren Versuchsverlaufes als schwache Förderung gegenüber der Kontrolle bestehen. Der

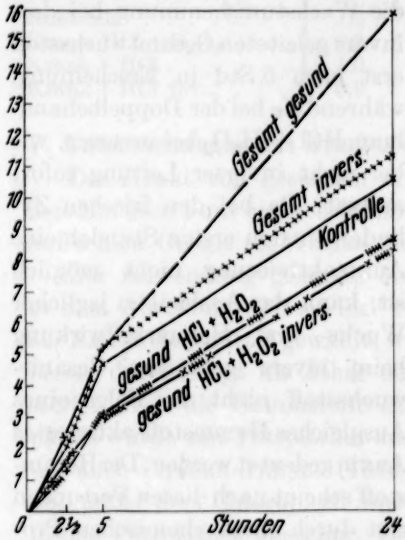

Abb. 28. Januar-Februar 1948. Mittel aus 6 Testen mit inverser Leitung. Alte Zylinder.

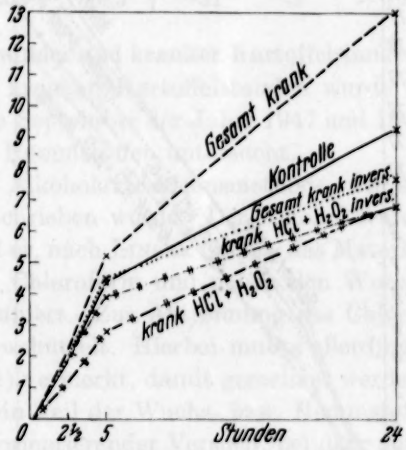

Abb. 29. Januar-Februar 1948. Mittel aus 6 Testen mit inverser Leitung. Alte Zylinder.

Hemmstoffgehalt wird bei Gesund danach weitgehend durch den starken Anteil an aktiviertem Auxin ausgeglichen. Bei *Krank* lag der Fall anders. Auch hier entsprachen die Zuwachswerte des invers geleiteten Gesamtwuchsstoffes zunächst denen der Wasseragarkontrolle. Nach 24 Std hatte sich jedoch der Hemmstoff durchgesetzt. Auch durch den invers geleiteten Gesamtwuchsstoff wurde eine deutliche Hemmung bewirkt, die allerdings nicht so stark wie bei dem durch die Doppelbehandlung isolierten Hemmstoff war.

Diese Versuche mit inverser Leitung bestätigten die Feststellung, daß Gesund mehr Antiauxin enthält als Krank, bei Krank dagegen der Anteil an Hemmstoffen größer ist.

Entsprechend verliefen auch 3 Versuche im *Mai 1948* mit dem Saft *gesunder* Knollen. Hier machte sich im Endergebnis der Abbau des Antiauxins bemerkbar. Nachdem anfänglich die Zuwachswerte für den invers geleiteten Gesamtwuchsstoff mit 1,8 Teilstrichen über der Kontrolle

1,5 gelegen hatten, wogegen die HCl + H_2O_2-Behandlung mit 1,1 deutlich gehemmt war, sanken sie nach 24 Std beim invers geleiteten Gesamtwuchsstoff mit 7,3 unter die Kontrolle 8,4 herab und entsprachen den Zuwachswerten der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 mit 7,5. Die Abschwächung der Hemmwirkung durch aus dem Antiauxin freigewordenes Auxin war verschwunden.

Frische Zylinder. An frischen Zylindern wurde die inverse Leitung nur bei 2 Versuchen im *Januar 1948* getestet (Abb. 30). Auch hier trat die Wachstumshemmung bei dem invers geleiteten Gesamtwuchsstoff erst nach 5 Std in Erscheinung, während sie bei der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 bei inverser, wie bei nicht inverser Leitung sofort auftrat. Da bei den frischen Zylindern in den ersten Stunden eine Auxinaktivierung nicht möglich ist, kann das Ausbleiben jeglicher Wuchs- und Hemmstoffwirkung beim invers geleiteten Gesamtwuchsstoff nicht als Folge eines Ausgleiches Hemmstoff-aktiviertes Auxin gedeutet werden. Der Hemmstoff scheint nach diesen Versuchen erst durch einen chemischen Prozeß, der Zeit braucht, in der Koleoptile entstanden zu sein, wobei seine große Wanderfähigkeit auf Auxin als Ausgangsmaterial hinweist. Da vermutlich derselbe Hemmstoff auch durch die Behandlung mit HCl + H_2O_2 in vitro erhalten werden kann, liegt es nahe, dabei an eine Hydrolyse von Auxin zu denken.

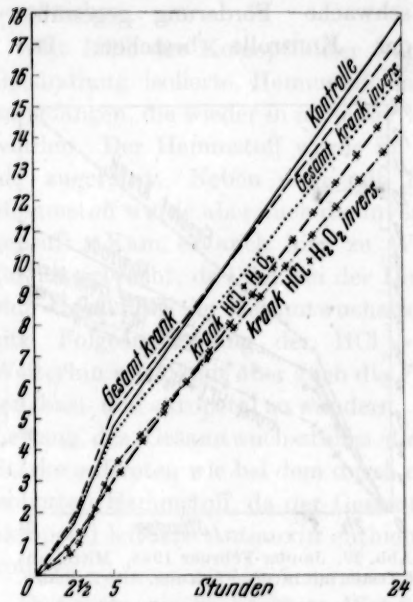

Abb. 30. Januar 1948. Mittel aus 2 Testen mit inverser Leitung. Frische Zylinder.

Zur Ergänzung wurden noch 2 Versuche mit der HCl-Behandlung bei inverser Leitung durchgeführt. Sie zeigten die Entstehung des Hemmstoffes im Anschluß an die Behandlung mit HCl allein, also vermutlich durch eine Hydrolyse.

Der Hemmstoff wirkt sich auch an frischen Zylindern sofort aus.

Ergebnis. Der Knollensaft enthält einen HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoff, der in der Haferkoleoptile basi- und akropetal zu wandern vermag. Die beobachtete Wanderungsgeschwindigkeit dieses Hemmstoffes in der Testkoleoptile entspricht der des Auxins. Der Hemmstoff scheint zum Sommer hin abzunehmen. Er entsteht vielleicht durch Hydrolyse von Auxin. Die kranke Knolle hat einen größeren Hemmstoffanteil als die gesunde.

Tabelle 6. *Gesunde und kranke Kartoffelknollen.*

	Zuwachswerte nach			Zuwachs gegenüber der Kontrolle in % nach		
	2½ Std	5 Std	24 Std	2½ Std	5 Std	24 Std
März 1948 (Mittel aus je 2 Versuchen, frische Zylinder).						
Kontrolle	1,5	4,6	14,7			
Gesund HCl + H_2O_2. . .	0,5	1,8	12,1	—67	—61	—17
Gesund + HCl	0,8	2,8	22,8			
Gesund + HCl inv. . . .	0,9	4,4	14,5	—40	—5	—1
Kontrolle	1,3	3,3	12,2			
Krank HCl + H_2O_2 . . .	0,9	2,2	10,4	—31	—33	—15
Krank + HCl	1,0	1,9	17,2			
Krank + HCl inv.. . . .	0,9	3,2	10,3	—31	—3	—16

V. Untersuchungen des Krautes gesunder und kranker Kartoffelstauden.

Das Kraut von gesunden und kranken Kartoffelstauden wurde in den Monaten Juni bis einschließlich September der Jahre 1947 und 1948 auf seinen Gehalt an Wuchs- und Hemmstoffen untersucht.

Zur Anwendung gelangte eine Alkoholextraktionsmethode, wie sie in dem Abschnitt „Methodik" beschrieben wurde. Der Alkohol wurde als Extraktionsmittel gewählt, weil er, nach Linser (1939), das Material besser durchdringt als Äther oder Chloroform und neben den Wuchsstoffen auch die Hemmstoffe extrahiert. Zur Abtrennung des Chlorophylls wurde mit Petroläther ausgeschüttelt. Hierbei mußte allerdings, wie auch Boysen-Jensen (1940/41) vermerkt, damit gerechnet werden, daß außer dem Chlorophyll auch ein Teil der Wuchs- bzw. Hemmstoffe in den Petroläther überging. Ein orientierender Versuch, bei dem auch der Petroläther auf seinen Gehalt an Hemmstoffen geprüft wurde, ergab, daß sich auch in ihm Hemmstoff nachweisen ließ. Die Hemmwirkung des aus dem Alkohol isolierten Hemmstoffes war jedoch stärker als die des Stoffes aus dem Petroläther. Es darf danach angenommen werden, daß nur ein Teil des Hemmstoffes im Petroläther gelöst wird.

Drei Versuche, bei denen, bei sonst gleicher Methodik, statt des Petroläthers reiner Äther zum Ausschütteln verwandt wurde, ließen die Unbrauchbarkeit dieser Trennungsmethode erkennen. Der alkoholische Auszug gab nach Abtrennung des Äthers zwar noch eine schwache Wuchsstoffwirkung, dagegen schien der Hemmstoff vollständig in den Äther übergegangen zu sein. Jedenfalls zeigte die alkoholische Lösung keine Hemmstoffwirkung mehr.

Wenn sich somit auch die Alkoholextraktionsmethode für eine quantitative Bewertung der Wuchsstoffkomponenten kaum eignet, so läßt sie dennoch qualitative Rückschlüsse auf ihren Charakter zu.

a) Unbehandelter Krautextrakt.

Alte Zylinder. Im Laufe des *Sommers 1947* wurden mit dem Extrakt des gesunden Krautes 11 Teste, mit dem des kranken 10 Teste durch-

geführt (Abb. 31 und 32). Das Wachstumsmaximum lag zu Beginn des Versuches, ganz im Gegensatz zu den entsprechenden Versuchen mit dem Knollensaft, bei denen sich die Wuchsstoffwirkung bis zum Abschluß des Versuches nach 24 Std ständig steigerte. Nach $2^1/_2$ Std Einwirkungsdauer zeigten Gesund und Krank im Mittel eine deutliche Wachstumsförderung, die nach 5 Std bereits merklich nachgelassen hatte, um nach 24 Std sogar in eine Hemmung gegenüber der Wasseragarkontrolle umzuschlagen. Krank war dabei etwas stärker gehemmt als Gesund. Im einzelnen waren von den 10 Versuchen bei *Krank* 6 nach 24 Std deutlich gehemmt, 2 entsprachen der Kontrolle, und nur 2 Versuche behielten die Anfangsförderung bei. *Gesund* zeigte nach 24 Std bei

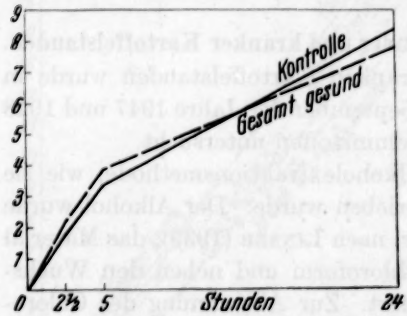

Abb. 31. Sommer 1947 (Juni bis September). Mittel aus 11 Testen. Alte Zylinder. Kartoffelkraut.

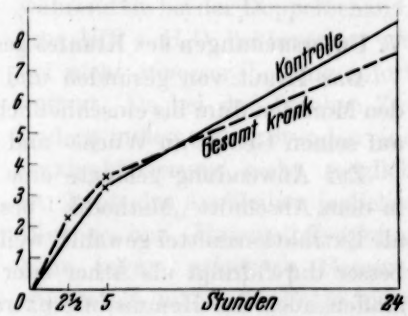

Abb. 32. Sommer 1947. Mittel aus 10 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

11 Testen 6 ausgesprochene Hemmungen, 3mal Gleichheit mit der Kontrolle und 2mal eine Förderung. Es ergab sich also eine deutlich abfallende Wachstumskurve.

Diese Ergebnisse bestätigen sich bei den im *Sommer 1948* an alten Zylindern wiederholten Versuchen (Abb. 33 und 34). Gesund und Krank hatten nach $2^1/_2$ Std annähernd gleiche Zuwachswerte, die allerdings prozentual wesentlich höher lagen als die im Sommer 1947. Da der Sommer 1947 außerordentlich trocken war, darf man diesen Unterschied wohl auf die in den beiden Jahren verschiedenen klimatischen Bedingungen zurückführen.

Im Mittel trat 1948 bei den 22 mit *gesundem* Kraut durchgeführten Versuchen eine erhebliche Anfangsförderung auf, die mit 65% ungefähr der Endförderung des Knollensaftes in den Frühjahrs- und Sommermonaten entsprach. Diese Anfangsförderung verringerte sich im weiteren Versuchsverlauf mehr und mehr, blieb im allgemeinen aber doch noch als Förderung bestehen. Nur bei 2 Einzelversuchen sanken die Endwerte unter die Kontrolle herab. Ebenso verhielt sich das *kranke* Kraut. Auch hier klang die Anfangsförderung von 56% innerhalb von 24 Std

ab. Die Förderung blieb zwar bestehen, war aber prozentual niedriger als zu Beginn des Versuches. Ein Vergleich zu Gesund ließ ein stärkeres Absinken der Werte bei Krank erkennen.

Die starke Anfangsförderung beim Krautsaft läßt auf einen verhältnismäßig großen Anteil an aktiven Wuchsstoffen schließen, die nicht erst aus einer inaktiven Form aktiviert werden müssen, sondern sofort ausgenutzt werden können. Diese Wuchsstoffe sind schon nach wenigen Stunden aufgebraucht, so daß die Wachstumswerte gegenüber der Kontrolle nicht weiter ansteigen. Gleichzeitig damit kann aber auch ein im

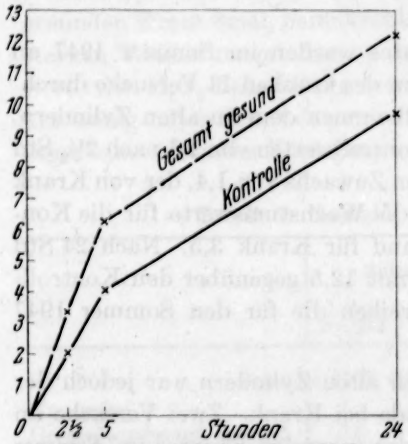

Abb. 33. Sommer 1948. Mittel aus 22 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

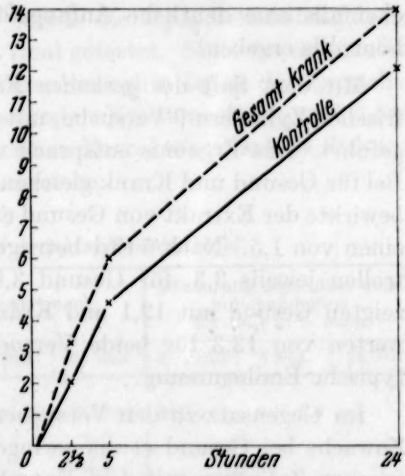

Abb. 34. Sommer 1948. Mittel aus 23 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

Kraut ebenfalls enthaltener Hemmstoff in Erscheinung treten, der die im Sommer 1947 charakteristischen Hemmungen im Endergebnis bewirkte. Da seine Wirkung erst nach 24 Std voll zu erkennen war, kann für ihn vielleicht eine geringere Wanderungsgeschwindigkeit als für den Wuchsstoff angenommen werden. Es ist aber auch möglich, daß er sich erst dann durchsetzen kann, wenn die Testzylinder den Wuchsstoff aufgebraucht haben.

Während im Sommer 1947 Gesund und Krank einen ungefähr gleichen Anteil an Wuchsstoff enthielten, wies im Sommer 1948 das gesunde Kraut einen stärkeren Gehalt an Wuchsstoff auf als das kranke. Ob bei diesen unterschiedlichen Ergebnissen nur die klimatischen Bedingungen eine Rolle spielen oder ob dieser Unterschied zwischen dem Wuchsstoffgehalt des gesunden und kranken Krautes jahreszeitlich bedingt ist, wie Lucas (1939) annahm, läßt sich aus den Versuchsergebnissen nicht entnehmen. In beiden Sommern wurden die Teste von Mitte Juni bis Ende September durchgeführt. Lucas gibt an, daß der Unterschied zwischen Gesund und Krank erst ab Mitte Juli deutlich

wird, Krank vorher sogar in leichtem Vorteil gegenüber Gesund war. Diese jahreszeitliche Gliederung ließ sich bei meinen Versuchen im einzelnen allerdings nicht erkennen. Auch bei der Agarabfangmethode, wie sie bei LUCAS (1939) und SÖDING-FUNKE (1941) zur Anwendung gelangte, konnten zwar oft, aber nicht immer, deutliche Unterschiede im Wuchsstoffgehalt des gesunden und des kranken Krautes festgestellt werden.

Frische Zylinder. Beruhten die Anfangsförderungen des unbehandelten Krautextraktes tatsächlich auf einem Überwiegen von freien Wuchsstoffen, so mußte sich für die Versuche an frischen Zylindern ebenfalls eine deutliche Anfangsförderung gegenüber der Wasseragarkontrolle ergeben.

Mit dem Saft des *gesunden* Krautes wurden im Sommer 1947 an frischen Zylindern 9 Versuche, mit dem des kranken 11 Versuche durchgeführt. Das Ergebnis entsprach vollkommen dem an alten Zylindern. Bei für Gesund und Krank gleichen Kontrollwerten von 1,1 nach $2^1/_2$ Std bewirkte der Extrakt von Gesund einen Zuwachs von 1,4, der von Krank einen von 1,5. Nach 5 Std betrugen die Wachstumswerte für die Kontrollen jeweils 3,3, für Gesund 3,6 und für Krank 3,5. Nach 24 Std zeigten Gesund mit 12,1 und Krank mit 12,5 gegenüber den Kontrollwerten von 13,3 für beide Versuchsreihen die für den Sommer 1947 typische Endhemmung.

Im Gegensatz zu den Versuchen an alten Zylindern war jedoch der Zuwachs bei Gesund etwas geringer als bei Krank. Zwei Versuche an frischen Zylindern mit dem Extrakt des gesunden Krautes im *Sommer 1948* bestätigten die Ergebnisse des Vorjahres. Auch hier trat nach anfänglich starker Förderung nach Ablauf von 24 Std eine leichte Hemmung gegenüber der Kontrolle auf.

Daß diese beim Gesamtwuchsstoff auftretenden Hemmungen auf Hemmstoffe zurückzuführen sind, ließ sich aus 3 Versuchen erkennen, bei denen das Chlorophyll statt mit Petroläther mit Äther ausgeschüttelt wurde. Die Wachstumsförderung blieb bei diesen an *alten Zylindern* getesteten Versuchen in fast gleicher Höhe während der ganzen Versuchsdauer bestehen, ein Hinweis, daß der Hemmstoff aus dem alkoholischen Auszug verschwunden war. Möglicherweise war er in den Äther übergegangen oder aber durch die Peroxyde des Äthers zerstört worden.

Ergebnis. Das gesunde und kranke Kartoffelkraut enthält einen oder mehrere Wuchsstoffe, die in aktiver Form vorliegen. Sie bewirken eine deutliche Anfangsförderung, auch an frischen Zylindern. Nach den Ergebnissen des Sommers 1947 scheinen Gesund und Krank etwa den gleichen Anteil an Wuchsstoffen zu enthalten, nach denen des Sommers 1948 ist jedoch Gesund im Vorteil gegenüber Krank. Außerdem konnte

ein Hemmstoff festgestellt werden, der sich vor allem nach 24 Std auswirkt. Er ist vermutlich ätherlöslich.

b) Behandlung mit H_2O_2.

Um festzustellen, ob es sich bei den Krautwuchsstoffen um freies Auxin handelte, wurde der Krautextrakt einer H_2O_2-Behandlung unterworfen. Je höher der Anteil an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen — vor allem Auxin a — war, desto stärker mußte sich ihre Zerstörung durch das H_2O_2 auswirken.

Alte Zylinder. Im *Sommer 1947* wurde die H_2O_2-Behandlung beim gesunden Kraut 8mal, beim kranken 7mal getestet. Statt der erwarteten starken Wachstumsminderung zu Versuchsbeginn lagen die Zuwachswerte der H_2O_2-Behandlung beim gesunden Kraut nach $2^1/_2$ und 5 Std nur wenig unter denen des unbehandelten Extraktes. Nach 24 Std war sogar eine schwache Förderung zu erkennen.

Tabelle 7. *Gesundes und krankes Kartoffelkraut.*

	Zuwachswert nach			Förderung gegenüber dem unbehandelten Extrakt in % nach		
	$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std	$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std
Sommer 1947 (Mittel aus 8 Versuchen).						
Kontrolle	1,8	3,4	8,3			
Gesamtwuchsstoff gesund	2,6	4,5	8,2			
Gesund + H_2O_2	2,4	4,3	8,8	—8	—5	7
Mittel aus 7 Versuchen.						
Kontrolle	1,7	3,3	8,1			
Gesamtwuchsstoff krank.	2,4	3,8	7,8			
Krank + H_2O_2	2,0	3,7	7,8	—17	—3	0

Bei Krank trat zunächst eine deutliche Wachstumsminderung auf, die nach 5 Std jedoch bereits aufgehoben war. Im Endwert zeigten unbehandelter Extrakt und H_2O_2-Behandlung gleicherweise eine schwache Hemmung gegenüber der Wasseragarkontrolle. Auch bei diesen Versuchen ließ sich die abfallende Wachstumskurve feststellen, die für die Versuche mit dem Gesamtwuchsstoff charakteristisch war.

Die Versuchsergebnisse des *Sommers 1948* wichen nur wenig von denen des Vorjahres ab (Abb. 35 und 36). Bei den je 16 Versuchen mit der H_2O_2-Behandlung bei Gesund und Krank ließ der Extrakt des gesunden Krautes zunächst keinerlei Wachstumsminderung erkennen. Im Gegensatz zu den Versuchen von 1947 trat jedoch nach Ablauf von 24 Std statt der schwachen Förderung gegenüber dem unbehandelten Extrakt eine Minderung ein, die auf die Zerstörung H_2O_2-empfindlicher

Wuchsstoffe hindeutete. Bei Krank trat, genau wie im Vorjahr, diese Wachstumsminderung sofort in Erscheinung. Sie entsprach prozentual ungefähr der von 1947. Im Endergebnis waren die Zuwachswerte von unbehandeltem und behandeltem Extrakt einander sehr angeglichen, lagen aber beide über den Kontrollwerten.

Der Einzelversuch ließ mit seinen unterschiedlichen Ergebnissen keine bestimmten Rückschlüsse auf den Gehalt an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen zu. Bei Krank überwogen zwar die Versuche mit Wachstumsminderungen, bei Gesund waren dagegen Förderungen,

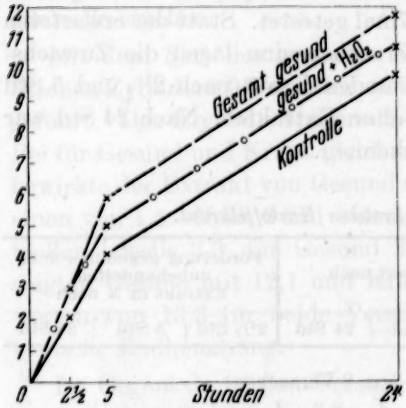

Abb. 35. Sommer 1948. Mittel aus 16 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

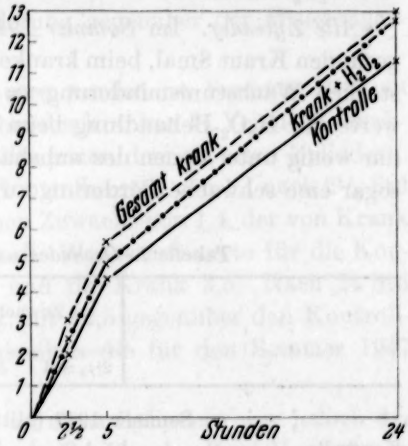

Abb. 36. Sommer 1948. Mittel aus 16 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

Minderungen und Kontrollengleichheit im Endergebnis fast gleichmäßig vertreten.

Der Anteil der H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe ist nach diesen Versuchsergebnissen bei weitem nicht so bedeutend wie auf Grund der Teste mit dem unbehandelten Extrakt vermutet worden war. Es kann sich bei den freien, sofort zum Wachstum verwendbaren Wuchsstoffen des Krautes nicht oder nur zu geringem Teil um Auxin a handeln. Die Möglichkeit, daß Heteroauxin vorliegt, bleibt offen, zumal da das Heteroauxin ebenfalls durch eine H_2O_2-Behandlung angegriffen wird, wie die Kontrollversuche mit Heteroauxinlösung zeigten (vgl. S. 690).

Frische Zylinder. Auch eine Nachprüfung der H_2O_2-Behandlung an frischen Zylindern, die im *Sommer 1947* mit je 8 Testen bei Gesund und Krank durchgeführt wurde, brachte keine neuen Erkenntnisse. Bei einer Kontrolle von 1,1 nach $2^1/_2$ Std Versuchsdauer lag die H_2O_2-Behandlung des gesunden Krautes mit 1,3 nur wenig unter dem unbehandelten Extrakt mit 1,4. Nach 5 Std galt für die Kontrolle und die H_2O_2-Behandlung der gleiche Zuwachswert von 3,4, von dem sich der des Gesamtwuchsstoffes nur wenig unterschied, nämlich 3,3. Nach 24 Std trat die

für den Gesamtwuchsstoff im Jahre 1947 charakteristische Endhemmung auf, die bei dem unbehandelten Extrakt mit 12,3, bei der H_2O_2-Behandlung mit 12,5 um 12% bzw. 11% unter der Wasseragarkontrolle 14,0 lag.

Entsprechend verliefen die Teste mit dem Extrakt des kranken Krautes. Nach $2^1/_2$ Std waren unbehandelter Extrakt und H_2O_2-Behandlung mit den Werten 1,6 und 1,4 gegenüber der Kontrolle 1,2 gefördert. Bei 5stündiger Versuchsdauer zeigte der Gesamtwuchsstoff mit 3,6 noch eine schwache Förderung zur Kontrolle 3,4 und der H_2O_2-Behandlung 3,3. Nach 24 Std ließ sich beim unbehandelten Extrakt 14,2 keinerlei Wuchsstoffwirkung im Vergleich zur Kontrolle 14,2 mehr feststellen. Die H_2O_2-Behandlung war jedoch mit dem Zuwachswert von 12,3 wieder leicht gehemmt.

Da nach der H_2O_2-Behandlung an alten und frischen Zylindern im Sommer 1947 die bereits bei den Versuchen mit unbehandeltem Extrakt beobachtete Endhemmung auftrat, darf angenommen werden, daß das Kraut einen H_2O_2-beständigen Hemmstoff enthält.

Ergebnis. Der im Kraut enthaltene, sofort wirksame Wuchsstoff besteht — wenn überhaupt — nur zu einem sehr geringen Teil aus Auxin a. Dagegen wird die Vermutung ausgesprochen, daß es sich bei diesem Wuchsstoff um Heteroauxin handeln kann. Aus den nach H_2O_2-Behandlungen auftretenden Endhemmungen im Sommer 1947 wird auf einen H_2O_2-beständigen Hemmstoff geschlossen.

c) Behandlung mit HCl.

Bei der Behandlung des Krautextraktes mit Salzsäure mußten zwei Gesichtspunkte berücksichtigt werden:

1. Die Säureempfindlichkeit des Heteroauxins, 2. eventuell eine Wuchsstoffhydrolyse aus dem Antiauxin. Als weitere Möglichkeit mußte die Zerstörung des im Kraut enthaltenen Hemmstoffes in Betracht gezogen werden.

Alte Zylinder. Mit der HCl-Behandlung konnten im *Sommer 1947* beim Extrakt des gesunden Krautes erhebliche Wachstumsförderungen erzielt werden, die noch über die Werte des unbehandelten Extraktes hinausgingen. Das Mittel der 9 Versuche (Abb. 37) zeigte bereits nach $2^1/_2$ Std eine Wachstumssteigerung um rund 40% gegenüber der Kontrolle. Diese Förderung blieb den ganzen Versuchsverlauf hindurch bestehen. Der unbehandelte Extrakt blieb in seinen Werten stets unter denen der HCl-Behandlung, hatte nach 24 Std sogar eine leichte absolute Hemmung zu verzeichnen.

Da das Heteroauxin durch die Salzsäure zerstört sein mußte, Auxin a sich nicht mit Sicherheit hatte nachweisen lassen, kam für die Wachstumsförderung nur eine Antiauxinhydrolyse in Frage. Die deutliche

Hemmwirkung des unbehandelten Extraktes war nach der HCl-Behandlung verschwunden. Zwar war auch hier prozentual gesehen eine Abnahme der Zuwachswerte festzustellen, die aber auch einfach durch den Verbrauch des durch die Hydrolyse frei gewordenen Wuchsstoffes oder von Nährstoffen der Testkoleoptile erklärt werden konnte. Ein Teil der im Kraut enthaltenen Hemmstoffe scheint, nach der bleibenden Wachstumsförderung zu urteilen, gegen Salzsäure empfindlich zu sein.

Auch das kranke Kraut ließ im Mittel der 7 Teste bei der HCl-Behandlung nach $2^1/_2$ Std noch eine leichte Förderung gegenüber der Kontrolle erkennen (Abb. 38). Sie erreichte allerdings nicht die

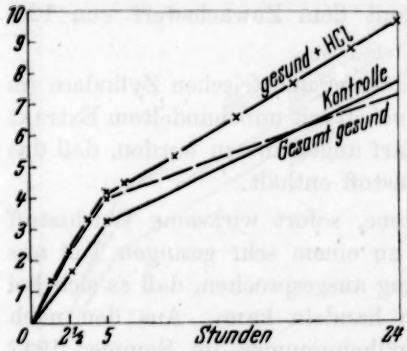

Abb. 37. Sommer 1947. Mittel aus 9 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

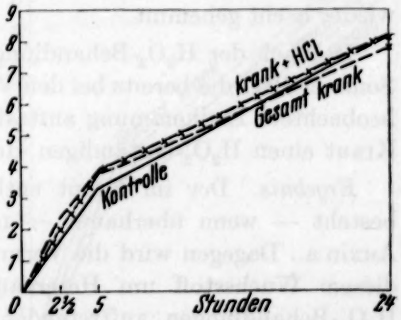

Abb. 38. Sommer 1947. Mittel aus 7 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

Zuwachswerte des unbehandelten Saftes. Der Anteil des kranken Krautes an Antiauxin ist danach nur gering. Dafür machte sich auch hier die Zerstörung des Hemmstoffes bemerkbar. Bereits nach 5 Std waren die Werte für den unbehandelten Extrakt und die HCl-Behandlung gleich. Nach 24 Std ergab sich für den unbehandelten Extrakt eine leichte Hemmung, während die HCl-Behandlung mit der Kontrolle übereinstimmte.

Völlig anders verhielt sich der Krautextrakt im *Sommer 1948*. Nach der Behandlung mit Salzsäure war bei Gesund zunächst jede Wuchsstoffwirkung verschwunden (Abb. 39). Erst nach 24 Std konnten bei 5 Einzelversuchen von den insgesamt 15 Testen leichte Wachstumsförderungen gegenüber der Kontrolle festgestellt werden, die auf eine Auxinaktivierung hindeuteten. Die übrigen 10 Versuche zeigten jedoch Kontrollengleichheit. Sämtliche Wuchs- und Hemmstoffe schienen zerstört zu sein.

Mit dem Extrakt des kranken Krautes wurden ebenfalls 15 Versuche an alten Zylindern durchgeführt. Die Behandlung mit Salzsäure verursachte eine sofort eintretende leichte Hemmung, die in ungefähr gleicher Höhe während der ganzen Versuchsdauer bestehen blieb

(Abb. 40). Sie war auch für den Einzelversuch charakteristisch. Offensichtlich enthält das kranke Kraut auch einen HCl-beständigen Hemmstoff, der möglicherweise mit dem HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoff der Knolle identisch ist. Versuche mit Doppelbehandlungen, auf die ich noch eingehen werde, sollten darüber Aufklärung bringen.

Frische Zylinder. An frischgeschnittenen Zylindern wurde der Krautextrakt nur im *Sommer 1947* getestet. Auch bei diesen Versuchen schien nach der HCl-Behandlung der größte Teil der Wuchsstoffe zerstört worden zu sein. Nach 24 Std traten leichte Wachstumshemmungen auf,

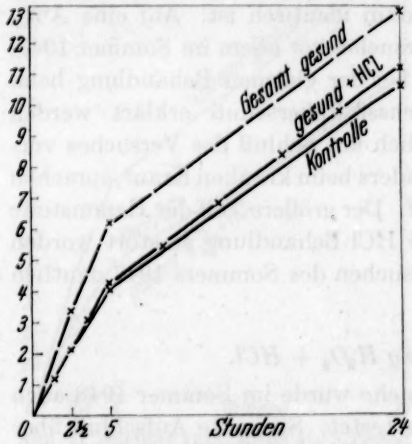

Abb. 39. Sommer 1948. Mittel aus 15 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

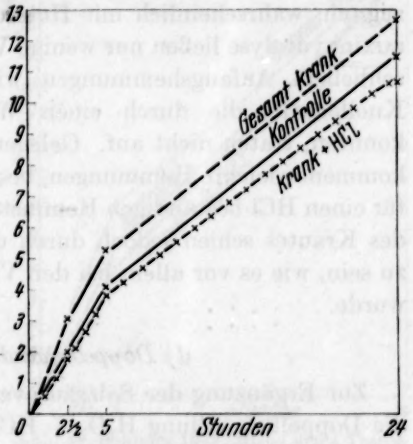

Abb. 40. Sommer 1948. Mittel aus 15 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

die wieder auf einen HCl-beständigen Hemmstoff hinwiesen. Diese Hemmung war bei der HCl-Behandlung des Extraktes aus dem gesunden Kraut ein wenig schwächer als bei dem des unbehandelten Extraktes, lag aber vielleicht noch im Bereich der Fehlergrenze.

Die HCl-Behandlung bei Krank verhielt sich zunächst wie die Kontrolle, ging aber im weiteren Versuchsverlauf in eine leichte Hemmung

Tabelle 8. *Gesundes und krankes Kartoffelkraut.*

	Zuwachswerte nach			Förderung gegenüber der Kontrolle in % nach		
	2½ Std	5 Std	24 Std	2½ Std	5 Std	24 Std
Sommer 1947 (Mittel aus 7 Versuchen).						
Kontrolle	1,1	3,4	14,0			
Gesamtwuchsstoff gesund	1,4	3,3	12,3	27	—3	—12
Gesund + HCl	1,2	3,6	12,9	9	6	—8
Mittel aus 8 Versuchen.						
Kontrolle	1,2	3,4	14,2			
Gesamtwuchsstoff krank.	1,6	3,6	14,2	33	6	0
Krank + HCl	1,2	3,1	13,7	0	—9	—3

über. Diese Hemmung konnte im Einzelversuch allerdings nur in 3 Fällen nachgewiesen werden. Weitere 3 Versuche behielten die Kontrollengleichheit bei, 2 Versuche waren nach 24 Std schwach gefördert.

Der Test an frischen Zylindern bestätigte damit die Versuchsergebnisse der alten Zylinder, nach denen der größte Teil der Wuchs- und Hemmstoffe durch den Säurezusatz zerstört wird. Einige Versuche sprachen allerdings für einen HCl-beständigen Hemmstoff.

Ergebnis. Der Krautwuchsstoff besteht hauptsächlich aus einer säureempfindlichen Komponente, die, wie bereits die H_2O_2-Versuche zeigten, wahrscheinlich mit Heteroauxin identisch ist. Auf eine Antiauxinhydrolyse ließen nur wenige Versuche, vor allem im Sommer 1947, schließen. Anfangshemmungen, wie bei der gleichen Behandlung beim Knollensaft, die durch einen Wuchsstoffüberschuß erklärt werden konnten, traten nicht auf. Gelegentlich am Schluß des Versuches vorkommende leichte Hemmungen, besonders beim kranken Kraut, sprachen für einen HCl-beständigen Hemmstoff. Der größere Teil der Hemmstoffe des Krautes schien jedoch durch die HCl-Behandlung zerstört worden zu sein, wie es vor allem bei den Versuchen des Sommers 1947 deutlich wurde.

d) Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl.

Zur Ergänzung der Salzsäureversuche wurde im Sommer 1948 auch die Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl getestet. Sie sollte Aufschluß über den salzsäurefesten Hemmstoff und über das Vorkommen von Antiauxin bringen. Bei diesen Versuchen wurden nur alte Zylinder benutzt.

Alte Zylinder. Das Mittel der 5 Versuche mit dem Extrakt des *gesunden* Krautes ergab nach der Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl eine sofort einsetzende deutliche Wachstumshemmung, die sich nach 24 Std gegenüber der Wasseragarkontrolle ausgeglichen hatte (Abb. 41). Der gleichzeitig getestete unbehandelte Extrakt behielt dagegen während der ganzen Versuchsdauer eine erhebliche Förderung bei. Die Doppelbehandlung schien sämtliche Wuchsstoffe zerstört zu haben. Die sofort auftretende Hemmstoffwirkung schwächte sich im Lauf von 24 Std ab, ähnlich wie es auch für den in der kranken Knolle festgestellten H_2O_2- und HCl-beständigen Hemmstoff der Fall war (vgl. Abb. 24, S. 710). Wahrscheinlich ist dieser allmähliche Ausgleich der Hemmwirkung auf eine Reaktion der Testkoleoptile zurückzuführen.

Beim *kranken Kraut* wurde die Doppelbehandlung in 4 Testen geprüft (Abb. 42). Auch hier konnte die anfängliche Hemmung nach 24 Std als aufgehoben gelten. Der deutlich abfallenden Wachstumskurve des unbehandelten Extraktes trat die ansteigende Kurve der Doppelbehandlung entgegen. Der beim unbehandelten Extrakt auftretende Hemmstoff ist demnach zum größten Teil durch die Doppel-

behandlung zerstört worden, wahrscheinlich infolge der Salzsäure, wie aus den vorhergehenden Versuchen zu ersehen war. Ein weiterer Hemmstoff, der sich sofort auswirken konnte, blieb bestehen.

Ergebnis. Die Doppelbehandlung H_2O_2 + HCl beseitigt alle Wuchsstoffe des Krautextraktes. Eine Entstehung von Auxin durch eine Antiauxinhydrolyse konnte nicht beobachtet werden. Ein Hemmstoff, der beim unbehandelten Extrakt die Endhemmung bewirkt, scheint

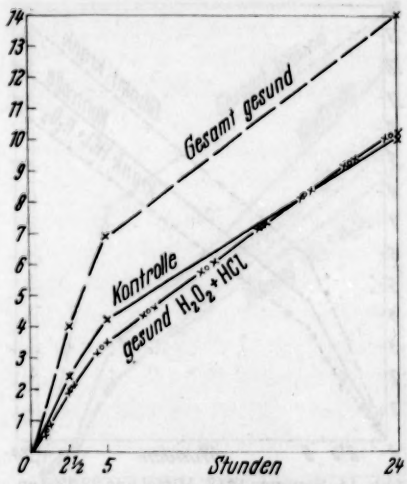

Abb. 41. Sommer 1948. Mittel aus 5 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

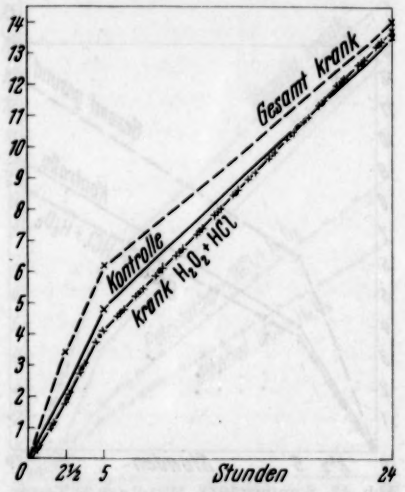

Abb. 42. Sommer 1948. Mittel aus 4 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

ebenfalls zerstört worden zu sein. Ein gegen H_2O_2- und HCl-beständiger Hemmstoff blieb dagegen bestehen.

e) Doppelbehandlung HCl + H_2O_2.

Um die Identität des bei den vorigen Versuchen gefundenen Hemmstoffes mit dem in der Kartoffelknolle vorkommenden Hemmstoff nachzuprüfen, wurden mit dem Krautextrakt die gleichen Versuche durchgeführt, die beim Knollensaft zur Ermittlung des HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes geführt hatten. Der Zusatz der Salzsäure beseitigte zunächst den starken Anteil des säureempfindlichen Wuchsstoffes sowie den säureempfindlichen Hemmstoff. Das bei einer eventuellen Hydrolyse entstehende Auxin wurde durch die nachfolgende H_2O_2-Behandlung ausgeschaltet. Trat dennoch bei den Versuchen eine Wachstumshemmung auf, so konnte sie nur auf der Wirksamkeit eines HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes beruhen.

Neben Versuchen mit alten und frischen Zylindern wurde auch die inverse Leitung nachgeprüft. Außerdem wurde in einigen Testen statt mit Petroläther mit Äther ausgeschüttelt.

Alte Zylinder. Von Juni bis September 1948 wurde die Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 am gesunden Kraut 21mal, am kranken 22mal getestet.

Für *Gesund* ergab sich im Mittel eine schwache Hemmung. Die Werte lagen nach 24 Std um rund 10% unter den Zuwachswerten der Kontrolle (Abb. 43). Der Einzelversuch brachte 11 Hemmungen, 5 Förderungen und 5mal Kontrollengleichheit.

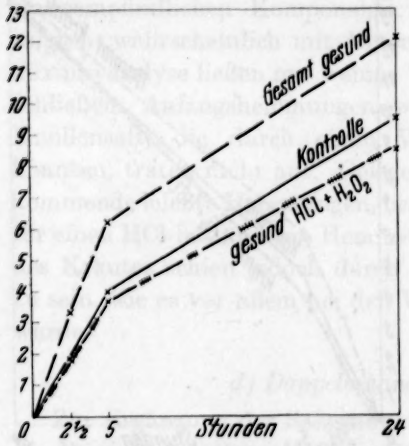

Abb. 43. Sommer 1948. Mittel aus 21 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

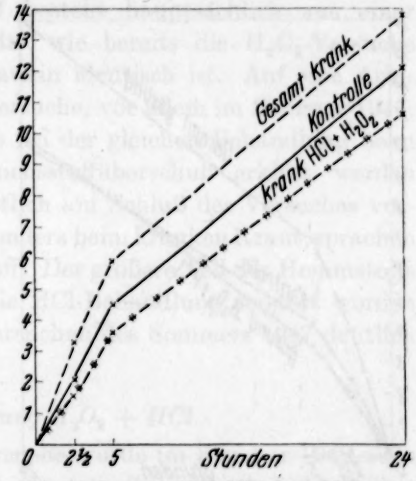

Abb. 44. Sommer 1948. Mittel aus 22 Testen. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

Beim Extrakt des *kranken* Krautes war nach der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 die Hemmung stärker ausgeprägt (Abb. 44). Von den 22 Testen war in 14 Fällen der Endwert gehemmt und nur 2mal gefördert, in den übrigen 6 Versuchen entsprach er der Kontrolle. Die Hemmung war schon nach $2^1/_2$ Std sehr deutlich und nahm später noch etwas zu. Krank hat auch im Kraut einen stärkeren Anteil an Hemmstoff als Gesund. Allerdings war beim Kraut in keinem Fall die Hemmung so ausgeprägt wie bei der Kartoffelknolle. Die Ursache ist vielleicht in der bei den Krautversuchen angewandten Extraktionsmethode zu suchen, bei der ein Teil der Hemmstoffe in den Petroläther übergehen kann, wogegen beim Knollensaft das uneingeschränkte Wuchs- und Hemmstoffgemisch vorlag. Darum wurde ein orientierender Versuch unternommen, bei dem sowohl der Petroläther als auch der alkoholische Auszug auf ihren Hemmstoffgehalt untersucht wurden (Abb. 45 und 46).

Der Hemmstoff ließ sich in beiden Auszügen nachweisen, der alkoholische Auszug erzielte jedoch eine stärkere Hemmwirkung. Jedenfalls zeigte dieser Versuch, daß eine quantitative Bewertung der beim Krautextrakt erzielten Werte nicht ohne weiteres möglich ist. Weiterhin gab

der Versuch Anlaß zu der Vermutung, daß der HCl- und H_2O_2-beständige Hemmstoff ätherlöslich ist.

Die Bestätigung hierfür brachten 3 Versuche, bei denen an Stelle des Petroläthers reiner Äther gebraucht wurde. Nach der Doppelbehandlung konnte in dem alkoholischen Bestandteil des Extraktes keinerlei Hemmwirkung mehr festgestellt werden (Tabelle 9).

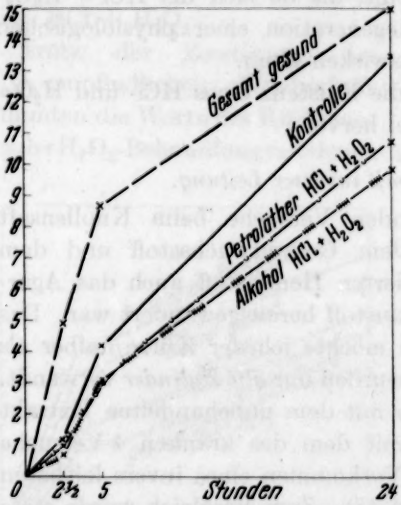

Abb. 45. Test vom 21. 7. 48. Kartoffelkraut. Petroläther und alkoholischer Auszug des Extraktes wurden gesondert auf ihren Hemmstoffgehalt untersucht. Alte Zylinder.

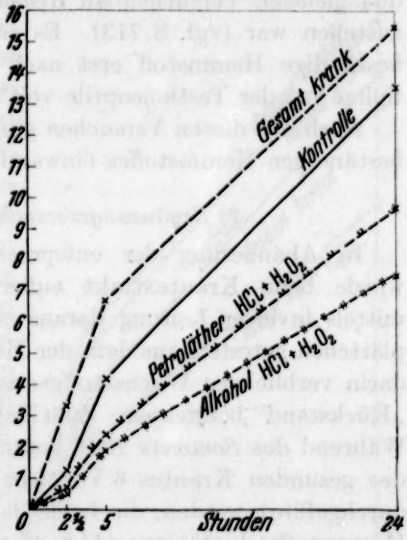

Abb. 46. Test vom 21. 7. 48. Kartoffelkraut. Petroläther und alkoholischer Auszug des Extraktes wurden gesondert auf ihren Hemmstoffgehalt untersucht. Alte Zylinder.

Frische Zylinder. Es wurden nur 2 Versuche mit dem Extrakt des gesunden Krautes durchgeführt, bei denen die Doppelbehandlung $HCl + H_2O_2$ zur Anwendung kam. Sie verliefen im Sinne der oben besprochenen Versuche an alten Zylindern. Nach $2^1/_2$ Std zeigte der unbehandelte Extrakt den Zuwachswert 2,3 bei einem Kontrollwert von 0,9. Die Doppelbehandlung war mit 0,8 schwach gehemmt. Diese

Tabelle 9. *Gesundes Kartoffelkraut.*

	Zuwachswerte nach			Förderung gegenüber der Kontrolle in % nach		
	$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std	$2^1/_2$ Std	5 Std	24 Std
Mittel aus 3 Versuchen, in denen mit Äther ausgeschüttelt wurde.						
Kontrolle	2,6	4,0	7,0			
Gesamtwuchsstoff gesund	3,2	5,4	8,3	23	35	20
Gesund $HCl + H_2O_2$. . .	2,7	4,1	7,5	4	2	7

Der Hemmstoff war vollständig in den Äther übergegangen.

Hemmung hatte sich nach 5 Std mit 2,9 im Vergleich zur Kontrolle 3,8 verstärkt. Der Gesamtwuchsstoff blieb mit 5,0 weiterhin gefördert. Nach 24 Std lagen sowohl der Gesamtwuchsstoff mit 15,1 als auch die Doppelbehandlung mit 13,4 unter der Kontrolle 16,0. Abweichend von den Versuchen an alten Zylindern war die Verlegung der maximalen Hemmwirkung in die Zeit nach 5 Std Versuchsdauer, wie sie auch bei den gleichen Versuchen an frischen Zylindern beim Knollensaft festzustellen war (vgl. S. 713). Es scheint, als ob sich der $HCl + H_2O_2$-beständige Hemmstoff erst nach Regeneration einer physiologischen Spitze bei der Testkoleoptile voll auswirken kann.

Auch aus diesen Versuchen ging die Existenz eines HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes einwandfrei hervor.

f) Ergänzungsversuche mit inverser Leitung.

In Abänderung der entsprechenden Versuche beim Knollensaft wurde beim Krautextrakt außer dem Gesamtwuchsstoff und dem mittels inverser Leitung daraus isolierten Hemmstoff auch das Agarplättchen getestet, aus dem der Hemmstoff herausgewandert war. Das darin verbliebene Wuchsstoffgemisch möchte ich der Kürze halber als „Rückstand" bezeichnen. Zum Test wurden nur *alte Zylinder* verwandt. Während des *Sommers 1948* konnten mit dem unbehandelten Extrakt des gesunden Krautes 6 Versuche, mit dem des kranken 4 Versuche durchgeführt werden, die beide das Vorkommen eines invers leitbaren Hemmstoffes bestätigen (Abb. 47 und 48). Zum Vergleich wurde stets eine Behandlung mit HCl und H_2O_2 hinausgezogen.

Die Kurve des Gesamtwuchsstoffes zeigte, wie bei allen bisher besprochenen Versuchen, nach anfänglich starker Förderung gegenüber der Kontrolle nach 24 Std keinen weiteren Zuwachs mehr. Die Werte des Rückstandes lagen im Endwert stets über denen des Gesamtwuchsstoffes, vor allem beim gesunden Kraut. Das entsprach den Erwartungen, da dem Rückstand ein Teil der Hemmstoffe entzogen worden war, die sich beim Gesamtwuchsstoff noch auswirken konnten. Eine Prüfung der Agarwürfel, in denen der Hemmstoff aufgefangen wurde, brachte die erwartete Wachstumshemmung. Sie wurde allerdings erst nach 24 Std deutlich, wie es auch bei den gleichen Versuchen mit dem Knollensaft der Fall war (vgl. Abb. 30, S. 716).

Neben dem Knollensaft wandert auch das im Gesamtwuchsstoff eventuell enthaltene Antiauxin akropetal, aus dem die Testkoleoptile Auxin in Freiheit setzen kann. Dadurch wurde die Hemmwirkung zunächst verdeckt, konnte sich mit der Zeit dennoch durchsetzen. Die Hemmung durfte im Endergebnis nicht so stark werden wie die des mit der Doppelbehandlung isolierten Hemmstoffes, da das Auxin in jedem Fall ausgleichend wirken mußte. Für die Doppelbehandlung

$HCl + H_2O_2$ konnte dagegen sofort eine deutliche Hemmung festgestellt werden.

Eine Bestätigung erfuhren diese Versuche bei der inversen Leitung einer H_2O_2-Behandlung (Tabelle 10).

Neben der normalen H_2O_2-Behandlung wurden auch die invers durchgeleitete Fraktion und der Rückstand getestet. Zum Vergleich der Hemmstoffwirkung lief gleichzeitig der Test mit der Doppelbehandlung $HCl + H_2O_2$.

Trotz der Zerstörung der H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe stimmten die Werte des Rückstandes der H_2O_2-Behandlung mit denen

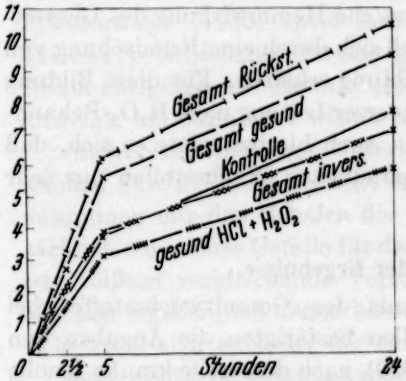

Abb. 47. Sommer 1948. Mittel aus 6 Versuchen mit der inversen Leitung, bei denen der „Rückstand" berücksichtigt wurde. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

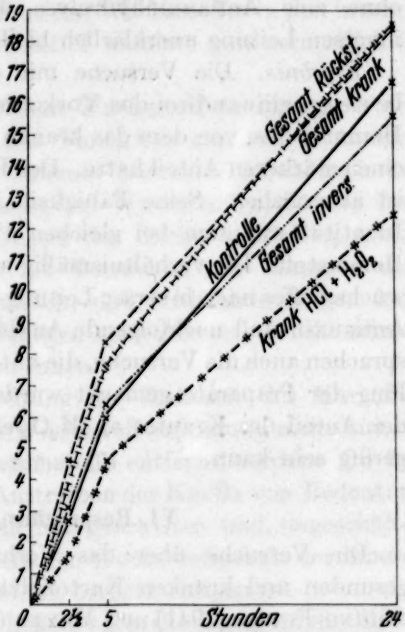

Abb. 48. Sommer 1948. Mittel aus 4 Versuchen mit der inversen Leitung, bei denen auch der „Rückstand" berücksichtigt wurde. Kartoffelkraut. Alte Zylinder.

des unbehandelten Extraktes fast überein, lagen nach 24 Std sogar noch etwas darüber. Im Vergleich zur normalen H_2O_2-Behandlung konnte der Rückstand sogar noch eine erhebliche Förderung verzeichnen. Die

Tabelle 10. *Gesundes Kartoffelkraut.*

	Zuwachswerte nach			Förderung gegenüber der Kontrolle in % nach		
	2½ Std	5 Std	24 Std	2½ Std	5 Std	24 Std
Sommer 1948 (Mittel aus 5 Versuchen).						
Kontrolle	2,1	3,9	8,3			
Gesamtwuchsstoff gesund	2,8	6,1	10,1	33	56	22
Gesund + H_2O_2	2,8	4,5	7,7	33	16	—7
gesund H_2O_2 Rückstand.	2,9	6,0	10,5	38	54	27
gesund H_2O_2 invers . . .	2,2	4,4	7,9	4	13	—5
Gesund $HCl + H_2O_2$ . . .	1,7	3,1	6,1	—19	—20	—26

Wirksamkeit des beim Rückstand ausgeschalteten Hemmstoffes mußte danach recht beträchtlich sein. Das ließ sich aus der Wachstumskurve des durch die Doppelbehandlung isolierten Hemmstoffes ersehen. Dagegen erzielte die invers geleitete Fraktion der H_2O_2-Behandlung nur eine geringe Hemmwirkung, die nur wenig unter den Kontrollwerten lag. Auch dieses Ergebnis spricht für das Vorkommen von Antiauxin, da ohne eine Antiauxinhydrolyse die verminderte Hemmwirkung der inversen Leitung unerklärlich bleiben würde.

Ergebnis. Die Versuche mit der Doppelbehandlung HCl + H_2O_2 bewiesen einwandfrei das Vorkommen eines salzsäure- und H_2O_2-festen Hemmstoffes, von dem das kranke Kraut, genau wie die kranke Knolle, einen stärkeren Anteil hatte. Der HCl- und H_2O_2-beständige Hemmstoff ist ätherlöslich. Seine Fähigkeit invers zu wandern spricht für seine Identität mit dem bei gleichen Versuchen in der Knolle gefundenen Hemmstoff. Die verhältnismäßig schwache Hemmwirkung des Gesamtwuchsstoffes nach inverser Leitung ließ sich durch eine Beimischung von Antiauxin und nachfolgende Auxinbildung erklären. Für diese Bildung sprachen auch die Versuche, die mit inverser Leitung nach H_2O_2-Behandlung der Präparate gemacht wurden. Auch hierbei zeigte es sich, daß der Anteil des Krautes an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen nur sehr gering sein kann.

VI. Besprechung der Ergebnisse.

Die Versuche über das Verhältnis des Gesamtwuchsstoffes bei gesunden und kranken Kartoffelknollen bestätigten die Angaben von SÖDING-FUNKE (1941) und MEYER (1950), nach denen die kranke Knolle etwa 50% des Wuchsstoffgehaltes der gesunden Knolle besitzt. Darüber hinaus konnte jedoch festgestellt werden, daß dieses Verhältnis weitgehend durch den Krankheitsgrad der Knolle beeinflußt wird, eine Feststellung, die auch von SÖDING-KÖHLER-FUNKE (1943) bei vergleichenden Untersuchungen von Virusbefall und Wuchsstoffgehalt bei abbaukranken Knollen gemacht worden war.

Der im Jahresrhythmus schwankende Wuchsstoffgehalt bei gesunden und kranken Knollen ließ eine Wanderung des Wuchsstoffes aus den inneren Schichten zu den Augen hin kurz vor und während des Austreibens wahrscheinlich erscheinen. Diese Möglichkeit hatte HEMBERG in seiner Arbeit von 1942 ebenfalls in Betracht gezogen, sie aber später (1947) zugunsten einer Hemmstofftheorie zurückgestellt. Meiner Meinung nach schließt das eine das andere nicht aus. Vermutlich befindet sich während der Ruheperiode der größte Teil des Wuchsstoffes im Mark, während sein Anteil, nach HEMBERG, in der Schale und in den Augen nur sehr gering ist. Dagegen sind diese Stellen, wie die HEMBERGschen Versuche zeigten, besonders reich an Hemmstoff. Dieser Hemmstoff,

der sich nach meinen Versuchsergebnissen, wenn auch in schwächerem Maße, ebenfalls im Mark der Knollen nachweisen ließ, nimmt im Laufe des Winters mehr und mehr ab und verschwindet bei gesunden Knollen zum Sommer hin fast vollständig. HEMBERG gibt an, daß bei seinen Versuchen mit Kartoffelschalen der Hemmstoff 6 Wochen nach der Reife zum größten Teil verschwunden war. Zu dieser Zeit etwa setzte auch die von mir beobachtete Abnahme des Wuchsstoffes in den inneren Schichten der Knolle ein. Der Wuchsstoff wandert nun vermutlich in die Schalen und Augen ein.

Die Wahrscheinlichkeit einer solchen Wuchsstoffwanderung zu den schlafenden Augen hin ging auch aus Versuchen von VAN OVERBEEK (1938) an Keimlingen von *Pisum sativum* hervor. 12 Std nach der Dekapitation konnte er einen Anstieg im Wuchsstoffgehalt der Beiknospen, aber eine Abnahme im Gehalt des Stieles feststellen. Auch ZIMMERMANN (1936) hatte bereits bei Versuchen mit Knospen und Trieben verschiedener Bäume gefunden, daß schlafende Augen kein Auxin enthalten, der Auxingehalt dagegen beim Austreiben sehr schnell ansteigt, um dann aber wieder abzusinken.

Auch eine vorzeitige Unterbrechung der Ruhezeit der Kartoffelknollen durch Schälen schließt eine Wuchsstoffwanderung nicht aus, da zusammen mit den Schalen die Hemmstoffe entfernt werden. Ob tatsächlich ein solches Gefälle für das Austreiben der Knolle von Bedeutung ist, müßten vergleichende Versuche mit geschälten und ungeschälten Knollen ergeben, bei denen besonders der Wuchsstoffgehalt der inneren Schichten, aber auch der der Augen, zu berücksichtigen ist.

Jahreszeitliche Schwankungen ließen auch die H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe der gesunden Knolle erkennen. Da sie nur in geringem Maße nachgeweisen werden konnten — ihr Vorkommen in der kranken Knolle ist ungewiß —, so muß die Frage offen bleiben, inwieweit sie für die Vorgänge bei der Keimung der Knolle von Bedeutung sind.

Die von FUNKE-SÖDING (1948) und MEYER (1950) angenommene Antiauxinhydrolyse konnte bestätigt werden. Die Möglichkeit einer Wuchsstoffgewinnung durch Hydrolyse hatte bereits STEWART (1939) festgestellt, der aus Rettichen einen Stoff gewinnen konnte, der normalerweise das Koleoptilenwachstum hemmt, nach einer alkalischen Hydrolyse jedoch wachstumsfördernd wirken konnte.

Daß beim Zusatz einer Säure, in meinem Fall Salzsäure, große Mengen von Wuchsstoff in der Knolle frei werden, zeigten einwandfrei die Teste mit einer HCl- oder auch H_2O_2 + HCl-Behandlung des Knollensaftes. Auxin a, das bereits in freier Form in der Knolle vorliegt, konnte für die starken Endförderungen nicht in Frage kommen, da es — nach Versuchen mit H_2O_2-Behandlung — nur einen geringen Anteil am Gesamtwuchsstoff hat. Ebensowenig kam der Ausfall eines HCl-empfind-

lichen Hemmstoffes in Betracht, wie er von MEYER (1950) angenommen wurde. Seine Zerstörung hätte sich durch eine sofortige Wachstumsförderung äußern müssen. Statt dessen zeigten die Behandlungen zunächst keinerlei Wirkung gegenüber der Kontrolle. Diese anfängliche Wachstumsminderung mit anschließender starker Förderung habe ich mit Hilfe einer Wuchsstoffüberschußhypothese zu erklären versucht, nach der die maximale Wachstumswirkung der Wuchsstoffdosierung überschritten wurde. Dieser Fall wird in der Natur kaum vorkommen. Normalerweise wird die gesunde Knolle nie die ganze Menge an Antiauxin zur gleichen Zeit hydrolysieren, sondern nur soviel, wie sie gerade zum Wachstum benötigt. Dasselbe ließen die Versuche mit dem Gesamtwuchsstoff erkennen, deren langsam ansteigende Wachstumskurven auf eine nach und nach erfolgende Umwandlung des Antiauxins in der Testkoleoptile schließen lassen. Der Zusatz von Salzsäure und die dadurch ausgelöste vollständige Hydrolyse wird also niemals den normalen Verhältnissen in Knolle oder Koleoptile entsprechen, er kann aber deutlich machen, wie wichtig die Rolle ist, die das Antiauxin bei den Wachstumserscheinungen der Knolle spielt.

Von großem Interesse waren in diesem Zusammenhang auch die Sommerversuche mit HCl-Behandlungen, aus denen hervorging, daß die normale Knolle etwa ab Mitte Mai ihr Antiauxin zum größten Teil abgebaut hat. Sieht man das Antiauxin als eine Art von Wuchsstoffreserve an, so ist dieser Vorgang erklärlich. Von Mitte bis Ende Mai ist im allgemeinen der Keimungsprozeß der Knolle beendet. Eine Wuchsstoffversorgung durch die Knolle ist überflüssig geworden, da jetzt die junge Pflanze diese Aufgabe selbst übernehmen kann.

Auch über das Verhältnis des Antiauxinanteils bei Gesund und Krank konnten mit Hilfe der HCl-Behandlung Rückschlüsse gezogen werden. Genau wie FUNKE-SÖDING (1938) und MEYER (1950) konnte ich feststellen, daß bei der gesunden Knolle der Anteil des Antiauxins höher ist als bei der kranken.

Versuche mit der H_2O_2- und mit der HCl-Behandlung sprachen für das Vorkommen eines weiteren Wuchsstoffes neben dem Auxin und dem Antiauxin. Seine Beständigkeit gegen H_2O_2 und seine Empfindlichkeit gegen Salzsäure — Eigenschaften, die er mit dem Heteroauxin gemeinsam hat — geben der Vermutung Raum, daß er mit dem letzteren identisch ist. Ob ihm aber tatsächlich eine so bedeutende Rolle in der Kartoffelknolle zukommt, wie sie ihm von HEMBERG (1947) zugeschrieben wird, ließ sich aus meinen Versuchen nicht erkennen. Ich möchte zu bedenken geben, daß zwar durch die verschiedenen Extraktions- und Reinigungsverfahren eine größere Genauigkeit bei der Bestimmung eines einzelnen Stoffes erreicht wird, seine Stellung im Gesamtwuchsstoffhaushalt jedoch leicht überschätzt werden kann, da bei den kompli-

zierten Trennungsgängen mit dem Verlust mancher, vielleicht noch unbekannter Wuchsstoffaktoren gerechnet werden muß.

Neben diesen Wuchsstoffen konnte auch das Vorkommen verschiedener Hemmstoffe in der Kartoffelknolle nachgewiesen werden. MEYER (1950) hatte bei ihren Versuchen mit der H_2O_2-Behandlung die Möglichkeit eines H_2O_2-empfindlichen Hemmstoffes erwogen. Die Anwesenheit eines solchen Stoffes ging auch aus meinen Versuchen hervor. Er scheint vor allem in der kranken Knolle wirksam zu sein. Ob nun dieser Hemmstoff absolut wirkt oder nur eine Antiauxinhydrolyse hinausschiebt, konnte nicht festgestellt werden.

Ein weiterer Hemmstoff, der in der gesunden und kranken Knolle mit Sicherheit nachgewiesen wurde, konnte in seinen Eigenschaften näher bestimmt werden. Er ist H_2O_2- und HCl-beständig und konnte stets dann festgestellt werden, wenn mit einer erfolgten Hydrolyse gerechnet werden mußte. Versuche mit inverser Leitung ließen seine Fähigkeit erkennen, basi- und akropetal zu wandern. Dabei glich sich seine Wanderungsgeschwindigkeit von mindestens 0,6—0,7 cm in der Stunde stark der des Auxins an, was zu der Vermutung führte, daß es sich bei diesem Hemmstoff möglicherweise um ein Auxinderivat handeln könne.

Dieser Hemmstoff ist jedoch nicht identisch mit dem Antiauxin — ebenfalls ein Auxinderivat —, dem nach den Versuchsergebnissen von FUNKE-SÖDING (1948) und MEYER (1950) unmittelbar eine Hemmwirkung zugesprochen wurde. Diesen Hemmstoffcharakter des Antiauxins fand ich zwar auch in vereinzelten Versuchen bestätigt, die Mehrzahl meiner Versuche brachte dagegen keine Hemmung durch das Antiauxin. Andererseits traten aber auch bei FUNKE-SÖDING und MEYER neben Versuchen mit Hemmungen auch solche mit Förderungen auf. Auf Grund dieser Ergebnisse möchte ich annehmen, daß das Antiauxin erst unter bestimmten, bisher noch unbekannten Umweltsbedingungen als Wuchsstoffantagonist wirken kann.

Solche mit den Wuchsstoffen chemisch nahe verwandten Wuchsstoffantagonisten sind häufiger beobachtet worden. BÜNNING (1948) erwähnt in diesem Zusammenhang die Sulfonamide, die eine nahe Verwandtschaft zu der Aminobenzoesäure aufweisen, die mit einem als „Vitamin H'" bezeichneten Bakterienwuchsstoff identisch ist. Die Giftwirkung wird mit einer Verdrängung des Wuchsstoffes durch den Antiwuchsstoff erklärt, der, kraft seiner ähnlichen chemischen Eigenschaften, die sonst von dem Wuchsstoff eingenommenen Stellen besetzen kann. BÜNNING führt weiterhin einen Nikotinsäure-, sowie einen Laktoflavin-Antagonisten an. Er kommt zu dem Schluß, daß es sich bei den Antagonisten des Streckungswachstums ähnlich verhalten muß.

Zu entsprechenden Ergebnissen kamen auch THIMANN und BONNER (1948), die mit der Tri-Jodo-Benzoesäure je nach ihrer Konzentration Wachstumshemmungen oder -förderungen erzielen konnten. Bei niedriger Konzentration konnte in Verbindung mit β-Indolyl-Essigsäure ein starker Zuwachs erreicht werden. Hohe Konzentrationen wirkten dagegen hemmend, ganz gleich ob allein oder in Gegenwart von Heteroauxin. Sie erklärten diese Ergebnisse durch einen Wettbewerb beider Stoffe, die chemisch ähnlich gebaut sind, um die freien Stellen oder Gruppen des Substrats mit denen sich das Heteroauxin kombinieren kann. Ich möchte annehmen, daß der von mir beobachtete HCl- und H_2O_2-beständige Hemmstoff in ähnlicher Weise in das Wachstumsgeschehen eingreift.

Für die Entstehung dieses Hemmstoffes nach Zusatz einer Säure, vielleicht als Folge der durch diese Säure hervorgerufenen Hydrolyse, sprechen auch Versuche von VIEHMANN (1938) über die chemotropische Wirkung organischer Säuren. Er setzte ein mit Ameisensäure getränktes Agarblöckchen auf ein Hypokotylstück von *Helianthus*, das auf einem Wasseragarblöckchen stand. Bei der Nachprüfung ergab der Wasseragar die stärkste Hemmung. VIEHMANN schloß daraus, daß aus dem Hypokotyl Hemmstoffe in den Agar diffundiert seien, die erst durch die Einwirkung der Säure freigemacht wurden. Die Hemmwirkung der Agarblöckchen konnte durch aufgesetzte Avenakoleoptilspitzen wieder aufgehoben werden. Die hemmungsaufhebende Wirkung des Auxins, denn um dieses handelt es sich bei den Koleoptilspitzen zweifellos, bestätigt meine Annahme, daß im Gesamtwuchsstoffgemisch der gesunden Knolle der Hemmstoff durch eine Auxinmenge verdeckt wird, die im Verhältnis zu ihm stärker ist.

Eine Identität des von mir im Knolleninneren gefundenen Hemmstoffes mit dem, den HEMBERG (1947, 1949) aus Kartoffelschalen extrahierte, scheint mir auf Grund verschiedener Übereinstimmungen möglich zu sein. Beide Hemmstoffe sind wasser- und ätherlöslich, wie aus den Krautversuchen, bei denen der gleiche Hemmstoff auftrat, hervorging. Sie ließen sich beide hauptsächlich in den Wintermonaten nachweisen. Wie aus den Kurven HEMBERGS (1947, S. 190/91) zu entnehmen ist, verschwindet die Hemmwirkung im Laufe des April und Anfang Mai fast vollständig. Das deckt sich mit meinen Angaben über die Abnahme des HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes während des gleichen Zeitraumes. Da sich HEMBERG bei seinen Versuchen fast ausschließlich auf die Untersuchung von Schalen und Augen beschränkt und keinerlei Angaben über die Wanderungsrichtung des Hemmstoffes und sein Verhalten Chemikalien gegenüber macht, muß die Frage zunächst noch offen bleiben, ob es sich bei diesen beiden Stoffen um ein und denselben Hemmstoff handelt.

Ähnlich verhält es sich auch mit den Hemmstoffen, die BOYSEN JENSEN (1940/41) und LINSER (1940/41) bei ihren Extraktionsversuchen in verschiedenen höheren Pflanzen fanden. Die Angaben über die Natur dieser Hemmstoffe reichen noch nicht aus, um zu beurteilen, ob sie allgemein verbreitet sind. Doch scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß es auch Hemmstoffe gibt, die nicht artspezifisch sind, genau wie auch das Auxin nicht artspezifisch ist.

Die Untersuchungen des Krautextraktes ergaben, daß der in der Kartoffelknolle nur gelegentlich nachweisbare, HCl-empfindliche, H_2O_2-beständige Wuchsstoff eine dominierende Stellung unter den Krautwuchsstoffen einnimmt. Schon die Versuche mit dem unbehandelten Extrakt ließen erkennen, daß die Hauptwuchsstoffwirkung des Krautes auf einem sofort wirksamen Wuchsstoff beruhen mußte. Daß es sich dabei nicht um das Auxin a handeln konnte, stellte sich bei der H_2O_2-Behandlung heraus. Antiauxin, das hydrolysiert werden konnte, kam nur bedingt in Frage. Salzsäureversuche im Sommer 1947 hatten zwar seine Anwesenheit bestätigt, doch konnte bei einer Wiederholung dieser Versuche im Sommer 1948 bei Gesund keinerlei Wuchsstoffwirkung mehr erzielt werden.

Das Verhalten des sofort wirksamen Wuchsstoffes gegen H_2O_2 und HCl läßt in ihm die β-Indolyl-Essigsäure vermuten, deren Vorkommen auch in höheren Pflanzen wiederholt nachgewiesen werden konnte. LEFÈVRE (1939) stellte diesen Wuchsstoff in den Blättern von *Cichorium, Raphanus, Beta* und *Brassica* fest. LARSEN (1944) fand ihn in Extrakten aus den oberirdischen Teilen von *Pisum, Vicia faba, Helianthus* und *Brassica*. Nach neueren Arbeiten der Amerikaner (THIMANN 1949) konnte er ebenfalls aus dem grünen Blattgewebe von Spinat und *Lemna* extrahiert werden.

Wenn man außer acht läßt, daß durch die Extraktionsmethode möglicherweise ein Teil des Krautwuchsstoffes verloren gegangen ist, muß man diesem HCl-empfindlichen Wuchsstoff eine tragende Rolle beim Kartoffelkraut zubilligen. Das spräche für die Auffassung von VON GUTTENBERG (1942) und DETTWEILER (1942), daß die β-Indolyl-Essigsäure als ein Wuchsstoffaktivator anzusehen ist, oder auch für die Auffassung von RUGE (1948), nach der β-Indolyl-Essigsäure einen Teilprozeß der Atmung intensiviert und damit die Bildung bestimmter Atmungsprodukte ermöglicht, die dann als Aktivatoren des Auxins auftreten können. Vielleicht ist es die β-Indolyl-Essigsäure, die in der Natur die Hydrolyse des Antiauxins möglich macht. Damit fände ihr starkes Auftreten in den Blättern, die bekanntlich der Sitz der Auxinbildung sind, aber auch ihr Vorkommen in der Kartoffelknolle eine Erklärung.

Wie bei der Kartoffelknolle trat auch beim Kraut ein HCl- und H_2O_2-beständiger Hemmstoff auf. Er vermochte, wie der Hemmstoff

der Knolle, basi- und akropetal zu wandern und war auch hier stets nach vermutlich erfolgter Hydrolyse zu beobachten. Darüber hinaus ließ er bei Versuchen mit Ätherausschüttelung seine Ätherlöslichkeit erkennen. Auf Grund seiner Eigenschaften scheint mir eine Identität des Hemmstoffes des Krautes mit dem der Knolle sicher zu sein. Damit gelten auch für ihn die beim Hemmstoff der Knolle gemachten Ausführungen.

Neu war für das Kartoffelkraut das Auftreten eines H_2O_2-beständigen, HCl-empfindlichen Hemmstoffes, der sich besonders beim kranken Kraut bemerkbar machte. Er drückte die anfänglich hohen Zuwachswerte des Gesamtwuchsstoffes nach Ablauf von 24 Std bis unter die Kontrollwerte herunter, vielleicht in Verbindung mit einem Verbrauch des Wuchsstoffes durch die Testkoleoptile. Leider ging aus den von mir gemachten Versuchen nichts Genaueres über seine Natur und Wirkweise hervor, so daß ein Vergleich mit den bis jetzt bekannten Hemmstoffen nicht möglich ist. Vielleicht gehört dieser Hemmstoff des Kartoffelkrautes in den Bereich der Alkaloide. Doch muß die Klärung der chemischen Natur dieser Hemmstoffe des Kartoffelkrautes vorläufig der Zukunft überlassen bleiben.

Ein Vergleich der Versuchsergebnisse von Gesund und Krank ergab, daß die Viren — in den von mir untersuchten Kartoffelpflanzen speziell das Blattrollvirus — den Wuchsstoff-Hemmstoffhaushalt sowohl in den Knollen als auch im Kraut stark beeinflussen. Sie setzen den Gehalt an Wuchsstoffen herab, steigern aber gleichzeitig den an Hemmstoffen. Diese Verschiebung zugunsten der Hemmstoffe war besonders deutlich bei den Versuchen mit dem Gesamtwuchsstoff, zeigte sich aber auch in einer Verminderung des Gehaltes an Antiauxin bei Krank. Dagegen erfuhr der Gehalt an H_2O_2-empfindlichem Hemmstoff bei Knollen mit Virusbefall einen Anstieg, genau wie auch das kranke Kraut mehr HCl-empfindlichen Hemmstoff zu enthalten schien. Zu entsprechenden Ergebnissen führten auch die Versuche mit dem HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoff, der sich in den viruskranken Knollen, aber auch im Kraut der kranken Stauden in stärkerer Konzentration nachweisen ließ. Durch die Viruserkrankung wird der Wuchsstoff-Hemmstoffstoffwechsel in eine andere Bahn gelenkt. Das Wachstum muß nun mit wenig Katalysatoren, aber mit „erhöhter Reibung" erfolgen, was zu Depressionen führt.

Von diesen Gesichtspunkten aus scheint mir eine Knollendiagnose möglich zu sein, wohl eher als eine Diagnose des Krautes, bei der das bisher angewandte Extraktionsverfahren noch keine bestimmten Rückschlüsse auf die mengenmäßige Verteilung der Stoffe zuläßt.

Für die Knollendiagnose kämen folgende Verfahren in Frage: 1. Der Test des Gesamtwuchsstoffes, 2. die Behandlung mit Salzsäure, 3. die Isolierung des HCl- und H_2O_2-beständigen Hemmstoffes.

Wichtig bei allen diesen Verfahren ist, daß zum Vergleich einwandfrei gesundes, daneben aber auch krankes Testmaterial vorliegt. Die Diagnose ist mit Sicherheit wohl nur bei stärker krankem Material möglich. Schwierigkeiten bei der Diagnose dürften sich aus dem jahreszeitlichen Wechsel ergeben, dem die einzelnen Komponenten unterworfen sind, weiterhin aber auch aus dem bisher noch unerforschtem Einfluß von Klima und von Lagerung. Da außerdem eine genaue Sachkenntnis in Ausführung und Beurteilung solcher Versuche für die Sicherheit der Diagnose erforderlich ist, wird sich diese Art der Knollendiagnose vorläufig kaum in der Praxis durchsetzen können.

Zusammenfassung.

A. Knollenversuche.

(Die Angaben beziehen sich auf das Mark, nicht auf die Augen und Schalen.)

1. Die gesunde Kartoffelknolle enthält mehr Wuchsstoffe als die kranke. Der Anteil in der kranken Knolle wird weitgehend durch die Stärke des Virusbefalls bestimmt.

2. Der Wuchsstoffgehalt der Kartoffelknollen ist jahreszeitlich verschieden. Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß eine Wuchsstoffwanderung aus den inneren Schichten zu den Augen und Schalen hin stattfindet, die für das Austreiben der Knollen von Bedeutung ist.

3. Der Gehalt an H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffen — wahrscheinlich Auxin a — ist in der gesunden Knolle nur gering, etwa 20% während der Frühjahrs- und Sommermonate. Für ihn gelten die gleichen jahreszeitlichen Schwankungen wie für den Gesamtwuchsstoff. In der kranken Knolle ließen sich diese H_2O_2-empfindlichen Wuchsstoffe überhaupt nicht nachweisen.

4. Sowohl die gesunde als auch die kranke Knolle enthalten einen beträchtlichen Anteil an Antiauxin, das durch Säurezusatz hydrolysiert wird. Dabei ist der Anteil in der gesunden Knolle stärker. Zum Sommer hin baut die normale Knolle ihr Antiauxin zum größten Teil ab.

5. Weiterhin konnte ein Wuchsstoff festgestellt werden, der an frischen Zylindern sofort wirksam ist. Er ist gegen H_2O_2 beständig, jedoch empfindlich gegenüber HCl. Diese Eigenschaften sprechen für seine Identität mit der β-Indolyl-Essigsäure.

6. Mit großer Wahrscheinlichkeit kommt in der Knolle ein H_2O_2-empfindlicher Hemmstoff vor, der besonders in der kranken Knolle nachweisbar ist.

7. Ein weiterer Hemmstoff konnte mit Sicherheit nachgewiesen werden. Sein Anteil ist in der kranken Knolle größer als in der gesunden. Der Hemmstoff ist beständig gegen HCl und H_2O_2 und vermag in der

Haferkoleoptile basi- und akropetal zu wandern. Seine Wanderungsgeschwindigkeit von mindestens 0,6—0,7 cm in der Stunde entspricht ungefähr der des Auxins. Er entsteht vermutlich erst durch eine Hydrolyse. Während der Somermonate nimmt seine Wirkung ab.

B. Krautversuche.

8. Der Hauptwuchsstoff des Krautes ist ein HCl-empfindlicher, H_2O_2-beständiger Stoff, der vermutlich mit der β-Indolyl-Essigsäre identisch ist. Er bewirkt eine starke Anfangsförderung und wird von der Testkoleoptile sofort zum Wachstum verwandt, wie Versuche an frischen Zylindern zeigten.

9. H_2O_2-empfindliche Wuchsstoffe konnten beim gesunden und kranken Kraut nicht zweifelsfrei nachgewiesen werden.

10. Das Vorkommen von Antiauxin ließ sich nur im Sommer 1947, sowie bei wenigen Testen im Sommer 1948 feststellen. Ein durch Antiauxinhydrolyse verursachter Wuchsstoffüberschuß wie bei gleichartigen Versuchen beim Knollensaft konnte nicht beobachtet werden.

11. Der HCl- und H_2O_2-beständige Hemmstoff trat auch im Krautextrakt auf. Er ist in der Haferkoleoptile basi- und akropetal leitbar, wasser- und ätherlöslich. Genau wie bei der Knolle war dieser Hemmstoff bei Krank in größerer Menge vorhanden als bei Gesund.

12. Ein weiterer Hemmstoff wurde vermutet. Er scheint gegen H_2O_2 beständig zu sein, dagegen empfindlich gegen eine HCl-Behandlung. Seine Wirkung wurde erst nach 24 Std deutlich. Er trat vor allem bei Extrakten aus dem kranken Kraut in Erscheinung.

C. Einwirkung des Virusbefalls auf den Wuchsstoffhaushalt.

13. Die Viren verschieben das Mengenverhältnis der Wuchs- und Hemmstoffe zugunsten der Hemmstoffe.

14. Der Gehalt an Gesamtwuchsstoff und an Antiauxin wird durch die Viruserkrankung vermindert.

15. Folgende Hemmstoffe sind bei den kranken Pflanzen vermehrt:

a) in der Knolle: ein H_2O_2-empfindlicher Hemmstoff, ein H_2O_2- und HCl-beständiger Hemmstoff;

b) im Kraut: ein HCl-empfindlicher Hemmstoff, ein H_2O_2- und HCl-beständiger Hemmstoff.

Literatur.

AMLONG, H. U.: Jb. Bot. 88, 421 (1939). — BOYSEN JENSEN, P.: Planta (Berl.) **31**, 653 (1940/41). — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. S. 121. Berlin: Springer 1948. — DETTWEILER, C.: Planta (Berl.) **33**, 258 (1942). — FERMAN, J. H. G.: Rec. Trav. bot. néerl. **35**, 177 (1938). — FUNKE, H.: Jb. Bot. 88, 373 (1939). — FUNKE-SÖDING: Planta (Berl.) **35**, 377 (1948). — GEYER, H.: Mitt. Landwirtschaft **1941**, H. 4/5. — GUTTENBERG, H. v.:

Naturwiss. **30**, 109 (1942). — HEMBERG, T.: Sv. bot. Tidskr. **36**, 468 (1942); **38** (1944). — Acta Horti Bergiani **14**, 133 (1947). — Physiologia Plantarum **1**, 24 (1949). — JAHNEL, H.: Phytopathol. Z. **10**, 113 (1937); **12**, 312 (1939). — KÖGL, F.: Naturwiss. **23**, 839 (1935). — KÖHLER, E.: Arbeiten des Reichsnährstandes 1943, 44. — LARSEN, P.: Dansk bot. Ark. **11** (1944). — LEFÈVRE, J.: C. r. Soc. Biol. (Paris) **130**, 225 (1939) (nach HEMBERG 1947). — LINSER, H.: Planta (Berl.) **29**, 392 (1939); **31**, 32 (1940/41). — LUCAS, H.: Phytopathol. Z. **12**, 334 (1939). — MEYER, E.: Planta (Berl.) **38**, 213 (1950). — MOEWUS, F.: Z. Naturforschg **3** b, 135 (1948). — VAN OVERBEEK, J.: Plant Physiol. **13**, 587 (1938). — Bot. Gaz. **100**, 133 (1938). — POHL, R.: Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 368 (1938). — RAMSHORN, K.: Planta (Berl.) **26**, 737 (1937). — RUGE, U.: Planta (Berl.) **35**, 252 (1948). — SÖDING, H.: Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 351 (1935). — SÖDING-FUNKE: Phytopathol. Z. **13**, 351 (1941). — SÖDING-KÖHLER-FUNKE: Phytopathol. Z. **14**, 427 (1943). — STEWART, W. S.: Bot. Gaz. **101**, 91 (1939) (nach v. GUTTENBERG). — Fortschr. Bot. **10** (1940). — THIMANN, K.: In PARPART, The Chemistry and Physiology of Growth, S. 61. Princeton 1949. — THIMANN-BONNER: Plant Physiol. **23**, 158 (1948). — VIEHMANN, H.: Jb. Bot. **87**, 408 (1939). — ZIMMERMANN, W. A.: Z. Bot. **30**, 209 (1936).

Dr. G. BAUMEISTER, (21a) Münster i. Westf., Kellermannstr. 16.

Autorenverzeichnis des 38. Bandes.

Baumeister, Gabriele, Wuchs- und Hemmstoffe in der Knolle und im Kraut gesunder und abbaukranker Kartoffelpflanzen. S. 683.

Bogen, Hans Joachim, Kritische Untersuchungen über Permeabilitätsreihen. S. 65.

Brauer, Irmgard, Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzenmitosen von *Vicia faba*. III. Mitteilung. Einfluß der Temperatur. S. 91.

Bringmann, Gottfried, Vergleichende licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Oszillatorien. S. 541.

Bünning, Erwin, Über die photophile und skotophile Phase der endogenen Tagesrhythmik. S. 521.

Egle, Karl, Über das Pigment von *Anthurus aseroëformis* Mac Alpine. S. 233.

Ehrenberg, Maria, Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei *Phaseolus multiflorus* unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. S. 244.

Förster, Karl, Gewebespannung und Luftblasenbildung bei *Fucus*. S. 280.

Gessner, Fritz, Die Stomatoden des *Victoria*-Blattes. Zum hundertsten Geburtstag eines umstrittenen Problems. S. 123.

Hahn, Hans s. Montfort, Camill. S. 503.

Heimann, Max, Einfluß periodischer Beleuchtung auf die Guttationsrhythmik. (Untersuchungen an *Kalanchoë Bloßfeldiana*.) S. 157.

Kaienburg, Anne-Liese, Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen Oenotheraceen. S. 377.

Kandler, Otto, Versuche zur Kultur isolierten Pflanzengewebes in vitro. S. 564.

Kaplan, Reinhard, Photodynamische Auslösung von Mutationen in den Sporen von *Penicillium notatum*. S. 1.

Kaussmann, Bernhard, Beiträge zur Morphologie von *Phyllanthus Niruri* L. S. 586.

Krause, Werner, Über Keimung und Jugendwachstum im Hinblick auf die Entwicklung der Pflanzendecke. II. Mitteilung. S. 132.

— Über Vegetationskarten als Hilfsmittel kausalanalytischer Untersuchung der Pflanzendecke. S. 296.

Kress-Richter, Imme s. Montfort, Camill. S. 516.

Künning, Hermann, Untersuchungen über die Wirkstoffregulation der Kambiumtätigkeit. S. 36.

Linskens, H. F., Quantitative Bestimmung der Benetzbarkeit von Blattoberflächen. S. 591.

Metzner, Helmut, Elektrochemische Messungen an ungereizten Pflanzenzellen. S. 605.

Meyer, Else, Über den Wuchsstoff-Hemmstoffgehalt gesunder und abbaukranker Kartoffelknollen. S. 213.

Montfort, C., Zur Frage der Atmungssteigerung grüner Laubblätter durch ultraviolettreiche Strahlung. S. 119.

— Beziehungen zwischen der Mächtigkeit des cuticularen Hautfilters und der relativen Depression des Chlorophyllspiegels in stark besonnten Geweben. Kurze Mitteilung. S. 499.

— und Hans Hahn, Atmung und Assimilation als dynamische Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. S. 503.

— und Imme Kress-Richter, Reversible photochemische Chlorophyllzerstörungen in besonnten Laubblättern von Aureaformen und ihre Beziehungen zu Strahlungsklima und Erbgut. Kurze Mitteilung. S. 516.

Müller-Stoll, Wolfgang R., Bemerkungen zur quantitativen Pollenanalyse tertiärer Ablagerungen. (Erwiderung an Fr. Thiergart.) S. 209.

Pirson, André, und Franz Seidel, Zell- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an der Wurzel von *Lemna minor* L. unter besonderer Berücksichtigung von Kalium- und Kalziummangel. S. 431.

Reese, Gerd, Beiträge zur Wirkung des Colchicins bei der Samenbehandlung. S. 324.

Seidel, Franz s. Pirson, André. S. 431.

Seybold, A., Chromatographie der Blattfarbstoffe. (Eine Erwiderung.) S. 601.

Tegethoff, B., Zur Frage der Wuchsstoffinaktivierung im Maisscutellum. S. 648.

Thiergart, Friedrich, Kohlige Erhaltungszustände einiger flügelloser Koniferenpollen im Tertiär. S. 205.

Troll, Wilhelm, Über die Gestaltung der Kotyledonen von *Tilia* und *Lepidium sativum*. S. 12.

Weber, Hans, Über das Wachstum des Rhizoms von *Butomus umbellatus* L. S. 196.

Wendel, Kurt, Chromatographie der Blattfarbstoffe. (Stellungnahme zur Erwiderung Seybold.) S. 603.

Ziegler, Hubert, Inversion phototropischer Reaktionen. S. 474.